UNTERSUCHUNGEN ZUR FEINMORPHOLOGIE, BIOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER SCHAFLAUSFLIEGE (MELOPHAGUS OVINUS L.) (DIPTERA: HIPPOBOSCIDAE)

INAUGURAL–DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Bonn

vorgelegt von

MOHAMED FOUDA

aus Domyat / Ägypten

BONN 1980

UNTERSUCHUNGEN ZUR FEINMORPHOLOGIE, BIOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER SCHAFLAUSFLIEGE (MELOPHAGUS OVINUS L.) (DIPTERA: HIPPOBOSCIDAE)

INAUGURAL–DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Bonn

vorgelegt von

MOHAMED FOUDA

aus Domyat / Ägypten

BONN 1980

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-
Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn

1. Referent: Priv. Doz. Dr. G. Nogge

2. Referent: Prof. Dr. W. J. Kloft

Tag der mündlichen Prüfung: 10. 6. 1980

Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn

Direktor: Professor Dr. W.J. Kloft

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Druck: Dissertationsdruck M. WEHLE, 5305 Witterschlick/Bonn
Hauptstraße 240, Fernruf o228 / 64 11 13

INHALTSVERZEICHNIS

		Seite
1.	Einleitung	7
2.	Material und Methoden	9
2.1.	Herkunft und Haltung der Versuchstiere	9
2.1.1.	Herkunft	9
2.1.2.	Haltung am Schaf	9
2.1.3.	Haltung unabhängig vom Schaf	10
2.1.4.	Künstliche Fütterung	11
2.2.	Morphologische und histologische Untersuchungen	13
2.2.1.	Rasterelektronenmikroskop	13
2.2.2.	Histologische Techniken	13
2.3.	Temperatur-Versuche	14
2.3.1.	Temperatur-Gradient	14
2.3.2.	Variation von Blut- und Umgebungstemperatur ..	14
2.4.	Elektronische Registrierung der Saugaktivität.	15
2.5.	Radioisotopen-Versuche	17
2.6.	Hämatin-Bestimmung	17
2.7.	Bestimmung des O_2-Verbrauchs	18
2.7.1.	Warburg-Versuche	18
2.7.2.	Polarographische O_2-Messungen	19
2.8.	Analyse der stofflichen Zusammensetzung	20
2.8.1.	Bestimmung des Trockengewichtes	20
2.8.2.	Bestimmung von Resttrockengewicht und Fettgehalt	20

2.8.3.	Bestimmung des Glykogengehaltes	21
2.8.4.	Chromatographische Auftrennung der Aminosäuren	21
2.9.	Elektrophorese und immunologische Methoden	22
3.	Untersuchungen zum Saugverhalten	23
3.1.	Morphologisch-anatomische Grundlagen	23
3.1.1.	Morphologie des Kopfes	24
3.1.2.	Feinmorphologie der Proboscis	24
3.1.3.	Feinmorphologie der Rüsselscheide	27
3.1.4.	Feinmorphologie der Antennen	37
3.2.	Wahl einer künstlichen Membran zur Fütterung ..	44
3.3.	Temperaturabhängigkeit des Saugverhaltens	46
3.3.1.	Orientierung im Temperatur-Gradienten	46
3.3.2.	Der Einfluß der Umgebungstemperatur auf das Saugverhalten bei konstanter Bluttemperatur ...	48
3.3.3.	Der Einfluß der Bluttemperatur auf das Saugverhalten bei konstanter Umgebungstemperatur	49
3.4.	Saugstimulation durch Phagostimulantien	52
3.4.1.	Bestimmung des Konzentrationsoptimums von ATP .	52
3.4.2.	Die Wirksamkeit anderer Phagostimulantien	54
3.5.	Bestimmung der bei einer Mahlzeit aufgenommenen Blutmenge	54 54
3.6.	Elektronische Registrierung der Saugaktivität .	57
3.6.1.	Dauer der Blutaufnahme und Aufnahmegeschwindigkeit	59
3.6.2.	Häufigkeit der Blutmahlzeiten	60
3.6.3.	Beeinflussung des Saugverhaltens durch Licht ..	63

3.7. Der Nahrungsbedarf von M. o v i n u s 63
3.7.1. Berechnung der Gesamtblutmenge, die ein Weibchen während eines Larvalzyklus aufnimmt 63
3.7.2. Schätzung des Blutverlustes von Schafen durch Schaflausfliegen-Befall 65

4. Versuche zur Verdauungsphysiologie 67

4.1. Anatomisch-histologische Grundlagen 67
4.1.1. Beschreibung der Verdauungsorgane 67
4.1.2. Histologische Veränderungen im Darmtrakt während der Verdauung 75

4.2. Bestimmung der Verdauungsgeschwindigkeit 80
4.2.1. Die biologische Halbwertszeit von ^{32}P 80
4.2.2. Bestimmung der Restblutmahlzeit 80

4.3. Der O_2-Verbrauch während der Blutverdauung 86

4.4. Verwertung der Nahrung 90

4.5. O_2-Verbrauch und RQ während der Metamorphose ... 96

4.6. Energiebilanz 100

4.7. Zur Frage der Resorption unverdauter Proteine ... 105

5. Versuche zur Züchtung von M. o v i n u s mit Hilfe des Membran-Fütterungssystems 108

5.1. Der Einfluß verschiedener Blutarten auf die Mortalität 109

5.2. Der Einfluß verschiedener Blutarten auf die Reproduktionsrate 111

5.3. Der Einfluß der verschiedenen Blutarten auf Puppengewicht, Schlupfrate und Dauer der Metamorphose 113

5.4. Die Auswirkung des Fütterungs-Regimes auf die Zusammensetzung von Imagines und Puppen 116

6. Untersuchung der Thoraxmuskulatur bei M. o v i n u s und L. c e r v i 120

7. Schlußbetrachtung 123

8. Zusammenfassung 126

9. Literatur 130

1. Einleitung

Die Schaflausfliege *Melophagus ovinus* L., im Volksmund Schaflaus oder -zecke genannt, gehört zur Familie *Hippoboscidae*. Aufgrund verschiedener anatomischer Merkmale, wie Verlust der Flügel, dorsoventrale Abplattung des Körpers, weitgehende Membranisierung des Abdomens, stellt sie innerhalb dieser Familie den Endpunkt in der Entwicklung zum permanent-stationären Ektoparasitismus dar.

Sie ist ubiquitär verbreitet und wird allgemein als Schädling in der Schafzucht angesehen. Allerdings liegen so gut wie keine zuverlässigen Zahlen über den durch Schaflausfliegen verursachten Schaden vor. Er wird in den U.S.A. mit 0,20 - 0,25 US $ pro Schaf angegeben und liegt damit so niedrig, daß eine gesetzliche Prophylaxe nicht gerechtfertigt erscheint (STEELMAN, 1976). Auch in Deutschland ist eine prophylaktische Behandlung vom Gesetzgeber nicht vorgeschrieben, wird aber in der Regel auf freiwilliger Basis durchgeführt.

M. ovinus ist als Vektor des für Schafe allerdings apathogenen *Trypanosoma melophagium* (HOARE, 1923) bekannt. Außerdem stellte ZUMPT (1939) *Bacillus anthracis* im Darm von Tieren, die er von einem an Brand gestorbenen Schaf abgesammelt hatte, fest. Ob Schaflausfliegen aber tatsächlich als Überträger in Frage kommen, ist ungeklärt.

Als leicht beschaffbarer Vertreter pupiparer Dipteren ist *M. ovinus* schon sehr früh zum Objekt vielfältiger, naturwissenschaftlicher Forschung geworden. Insbesondere die hochentwickelte Viviparie gab Anlaß zu umfangreichen, z.T. sehr gründlichen Untersuchungen. Der Kenntnisstand wurde zuletzt durch BEQUAERT (1953) in einer ausführlichen Monographie über die Hippobosciden zusammengetragen. Daraus geht hervor, daß Morphologie, Anatomie und Fortpflanzungsbiologie von *M. ovinus*

gut bekannt sind, aber nur sehr wenige Befunde zur Ernährungsphysiologie vorliegen.

Ziel der vorliegenden Dissertation war es, einen Beitrag zur Schließung dieser Wissenslücke zu liefern. Die erzielten Ergebnisse werden mit bereits vorliegenden Befunden zur Physiologie anderer blutsaugender Insekten verglichen. Hierzu gehören in erster Linie Tsetsefliegen, die als die am besten untersuchten Blutsauger angesehen werden können und darüberhinaus mit den Hippobosciden durch das gemeinsame Merkmal der Pupiparie am nächsten verwandt sind.

Teil der gestellten Aufgabe war der Versuch, Schaflausfliegen unabhängig vom lebenden Wirt zu züchten. Wenngleich eine regelrechte Zucht nicht möglich war, so gelang es doch, die Tiere über einen längeren Zeitraum mit Hilfe eines Membran-Systems zu füttern und im Labor am Leben zu halten.

Generell ist die Einführung des Membran-Fütterungs-Systems als wichtiger Fortschritt für physiologische Untersuchungen an Blutsaugern zu werten und war auch in diesem Fall die entscheidende Voraussetzung für die Durchführung des größten Teils der Experimente der vorliegenden Arbeit.

Wegen der Vielfalt der vorgenommenen Untersuchungen, erschien es ratsam, Ergebnis und Diskussionsteil nicht voneinander zu trennen sondern die erzielten Ergebnisse jeweils unmittelbar zu diskutieren. Eine zusammenfassende Wertung der Befunde wird in der Schlußbetrachtung vorgenommen.

2. Material und Methoden

2.1. Herkunft und Haltung der Versuchstiere

2.1.1. Herkunft

M e l o p h a g u s o v i n u s L.: Puppen und Imagines von Schaflausfliegen wurden mehrfach während des Untersuchungszeitraumes von natürlich infizierten Schafen aus im Raum Bonn befindlichen Schafherden abgesammelt. Da die Schafe im allgemeinen regelmäßig gegen Schaflausfliegen-Befall prophylaktisch behandelt werden (Insektizid-Tauchbad), war es außerordentlich schwierig, Schaflausfliegen in genügender Anzahl für die geplanten Untersuchungen zu erhalten. Die begrenzte Zahl der zur Verfügung stehenden Versuchstiere machte außerdem eine genaue Versuchsplanung erforderlich.

H i p p o b o s c a e q u i n a L.: Pferdelausfliegen wurden von befallenen Pferden, Eseln, Kühen und Wasserbüffeln in Ägypten gesammelt und in 70 %igem Alkohol konserviert. Es konnten auch Puppen gesammelt werden, die bis zum Schlupf im Zuchtraum (2.1.3.) gehalten wurden.

L i p o p t e n a c e r v i L.: Für vergleichende morphologische und anatomische Untersuchungen standen sowohl geflügelte wie ungeflügelte Hirschlausfliegen zur Verfügung. Geflügelte Tiere konnten von Herrn Dr. G. Nogge im Sauerland bei Plettenberg gefangen werden. Ungeflügelte Tiere wurden durch freundliche Vermittlung von Herrn R. Enzeroth durch Jäger von geschossenen Hirschen in der Eifel abgesammelt.

2.1.2. Haltung am Schaf

Zur Dauerhaltung von Schaflausfliegen standen zwei Schafe zur Verfügung, die im Tierhaus, während des Sommers auch auf dem Versuchsgelände des Institutes gehalten wurden. Die aufgesammelten Imagines wurden ins Vlies der Schafe gesetzt, wo sie sich

entsprechend ihres bevorzugten Mikroklimas verteilten. Die gesammelten Puppen wurden dagegen in Glas-Röhrchen im Zuchtraum (2.1.3.) aufbewahrt. Desgleichen wurden den Schafen teilweise Puppen abgesammelt und in den Zuchtraum gebracht. Die aus diesen Puppen geschlüpften Imagines wurden zur Etablierung von Laborzuchtkolonien verwendet (Kap. 5.).

Für die Durchführung der meisten Experimente wurden Schaflausfliegen von den Schafen gesammelt und, wenn nicht anders vermerkt, vor Beginn der Versuche 48 Std. ohne Fütterung im Zuchtraum gehalten. Auf diese Weise war für die Versuchstiere ein einigermaßen einheitlicher physiologischer Zustand gewährleistet, in dem vor allen Dingen Saugbereitschaft vorlag. Die Tiere ließen sich leicht nach Geschlechtern trennen, jedoch war eine Altersbestimmung nicht möglich. Dieser Nachteil muß bei der Interpretation der Versuche in Rechnung gezogen werden.
Wenn eben möglich, wurden die Tiere nach Beendigung der Lebendversuche wieder auf die Schafe zurückversetzt, sodaß sie für spätere Experimente wieder zur Verfügung standen.

2.1.3. Haltung unabhängig vom Schaf

Zur Haltung unabhängig vom Schaf wurde der im Institut vorhandene Tsetsefliegen-Zuchtraum mitbenutzt. Es handelt sich dabei um einen 1,50 X 4,50 m messenden Raum, der zur Regulation von Temperatur und Luftfeuchtigkeit mit einer steuerbaren Klimaanlage (Fa. Kälte Hunke, Bonn) versehen ist. Die Temperatur ist auf 25°C ± 0,5°C eingestellt, die relative Luftfeuchtigkeit beträgt 70 - 75 %. 12 Stunden Dämmerlicht (ca. 20 - 25 lux) wechseln mit 12 Stunden Dunkelheit. Für Arbeitsverichtungen kann eine zusätzliche Deckenbeleuchtung eingeschaltet werden.

Zur Haltung der Fliegen wurden 5 cm hohe Plastikdosen mit einer Grundfläche von 10 X 10 cm benutzt, deren Boden aus einer feinmaschigen Gaze bestand. In diesen Käfigen wurden bis zu zehn Fliegen gehalten. Es erwies sich als günstig, in jeden Käfig etwa Schafwolle (ungereinigt) zu geben. Auf diese Weise konnte unnöti

Umherwandern der Tiere vermieden werden. Für bestimmte Versuche wurden entsprechende Einzelkäfige verwendet, die aus PVC-Rohr von 3,5 cm Durchmesser hergestellt waren.

2.1.4. Künstliche Fütterung

Zur Fütterung wurde die für die Tsetsefliegen übliche Membranfütterungs-Technik verwendet. Defibriniertes Blut wird hierbei auf eine gerillte Glasplatte gebracht und mit einer geeigneten Membran bedeckt. Nach den in Kap. 3.2. mitgeteilten Versuchen genügt Parafilm den Saugansprüchen von Schaflausfliegen am besten. Um bakterielle Kontaminationen möglichst zu vermeiden, wurden die Glasplatten vor Gebrauch zwölf Stunden einer Temperatur von 100°C ausgesetzt. Der Parafilm wurde entweder eine Stunde vor Gebrauch mit UV-Licht bestrahlt, zumindest aber mit 70 %igem Alkohol abgerieben. Die so behandelte Glasplatte wird auf eine im Zuchtraum befindliche Heizplatte gelegt, deren Temperatur durch ein Wasserbad konstant gehalten wird. Nach Durchführung der in Kap. 3.3.3. beschriebenen Experimente wurde die Temperatur so eingestellt, daß die Bluttemperatur 34°C betrug.

Die Fliegenkäfige wurden zur Fütterung der Fliegen auf die Membran gesetzt (Abb. 1). Für die Versuche zur Abhängigkeit des Saugverhaltens (Kap. 3.2. - 3.4.) wurden die Käfige nach 2 Stunden abgenommen. Zur Feststellung der Größe der aufgenommenen Mahlzeit wurden die Tiere vor Beginn und nach Beendigung des entsprechenden Versuches gewogen.

Wenn nicht anders angegeben, wurden die Tiere mit defibriniertem Schafblut gefüttert, das wöchentlich entweder vom Institut für Medizinische Mikrobiologie, Bonn, oder der Fa. Froschek, Essen, bezogen wurde.

Rinderblut wurde selbst von auf dem Schlachthof Bonn aufgetriebenen Kühen gewonnen. Nachdem die Vena jugularis mit Hilfe einer Blutstauzange, nach Dr. Schecker, (Fa. Hauptner) angestaut war, wurde

diese mit der Kanüle eines sterilen Blutentnahmegerätes ER 10 (Fa. Biotest) angestochen und das Blut in eine sterilisierte und evakuierte 500 ml-Blutflasche geleitet. In der Flasche befanden sich etwa 300 -, 400 Glasperlen von 7 mm Durchmesser. Durch Schütteln der gefüllten Flasche wurde das Blut defibriniert, wobei sich das Fibrin um die Glasperlen ablegte.

Das defibrinierte Blut wurde dann unter sterilen Kautelen auf kleinere Flaschen aufgeteilt und vor Gebrauch einem Steriltest auf DIFCO-Agar-Platten unterzogen.

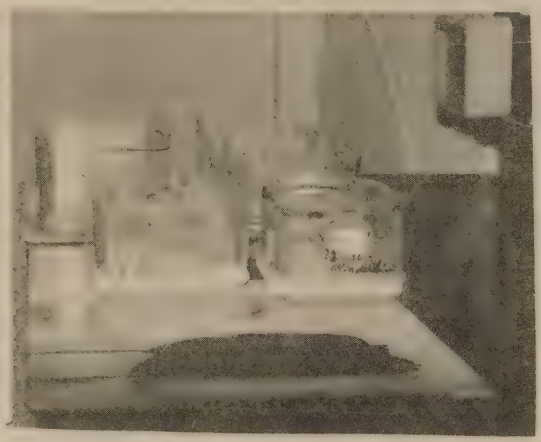


Abb. 1: Künstliche Fütterung von M. o v i n u s

2.2. Morphologische und histologische Untersuchungen

2.2.1. Rasterelektronenmikroskop

Zur Untersuchung der Morphologie des Kopfes, insbesondere von Mundwerkzeugen und Antennen wurden Köpfe von M. o v i n u s, H. e q u i n a und L. c e r v i für eine rasterelektronenmikroskopische Bearbeitung vorbereitet. Hierzu wurden die Köpfe abgetrennt und mit Pattex auf entsprechende Objektträger aufgeklebt. Für Detail-Untersuchungen wurden bei einigen Präparaten die Maxillarpalpen mit einer Nadel auseinandergelegt. Durch Druck auf das Rostrum konnten die Labellen in eine ausgestülpte Position gebracht und fixiert werden. Es erwies sich als günstig, die Objekte vor dem Aufkleben in einer aufsteigenden Alkohol-Reihe zu entwässern. Die aufgeklebten Objekte wurden in einer Kontrastiereinrichtung (Fa. Leitz, Wetzlar) mit Gold bedampft und kamen darauf in einem Rasterelektronenmikroskop (Fa. Cambridge Instruments, Mark 2 A) zur Untersuchung.

2.2.2. Histologische Techniken

Für histologische Untersuchungen wurden männliche Fliegen durch Dekapitieren oder mit Essigsäuremethylester abgetötet und mit dem Fixierungsgemisch SUSA nach HEIDENHAIN und ROMEIS fixiert. Nach 24 Stunden wurden die Objekte in 80 %igen Alkohol überführt, in üblicher Weise entwässert und in Paraffin (Schmelzpunkt 60°C) eingebettet.

Mit einem Seilzug-Mikrotom (Fa. Jung) wurden 7 µm dicke Serienschnitte hergestellt und mit der Kombinationsfärbung nach MALLORY, wie bei BURCK (1973) angegeben, gefärbt.

2.3. Temperatur-Versuche

2.3.1. Temperatur-Gradient

Zur Bestimmung der Vorzugstemperatur von Schaflausfliegen wurde eine im Institut vorhandene, runde Temperatur-Orgel (HERTER, 1924) benutzt. Hierin lag ein doppelter Temperaturgradient zwischen einem kalten (10°C) und einem warmen (40°C) Pol vor. Der Boden wurde mit einem Leucoplast-Band beklebt, sodaß den Tieren, deren Tarsen im Gegensatz zu anderen Hippobosciden keine Pulvilli besitzen (TAFT, 1973), das Umherkriechen erleichtert wurde. 30 min nachdem die Tiere in die Temperatur-Orgel gesetzt worden waren, wurde ihr Aufenthaltsort kontrolliert. Um eine Beeinflussung der Tiere durch Lichteinwirkung möglichst zu vermeiden, wurde bei Dunkelheit gearbeitet und Licht nur jeweils kurz zum Ablesen eingeschaltet.

2.3.2. Variation von Blut- und Umgebungstemperatur

Um sowohl die Blut- wie auch die Umgebungstemperatur unabhängig voneinander variieren zu können, wurde das Fütterungssystem (vgl. 2.1.4.) in einen Kühlthermostaten KKB 500 (Fa. Heraeus) gestellt. Bei konstanter Umgebungstemperatur von 25°C konnte so die Bluttemperatur zwischen 30°C und 40°C variiert werden, während umgekehrt bei konstanter Bluttemperatur von 34°C die Umgebungstemperatur zwischen 20°C und 37°C variiert werden konnte. Bei einer Umgebungstemperatur von 37°C und 38°C mußte berücksichtigt werden, daß sich hierbei auch die Temperatur des Blutes allmählich erhöhte, da das Wasserbad des Fütterungssystems nicht gegenkühlbar war. Die exakte Temperatur des Blutes und die Membran-Oberfläche wurde mit Hilfe eines Sekundenthermometers (Fa. Atmos) kontrolliert.

2.4. Elektronische Registrierung der Saugaktivität

Zur kontinuierlichen elektronischen Registrierung der Saugaktivität von M. o v i n u s wurde ein "Bitometer" konstruiert, wie er in ähnlicher Form bereits von KASHIN & WAKELY (1965), KASHIN (1966) zur Registrierung der Saugaktivität bei Moskitos, von SWEATMAN & GREGSON (1970) bei Zecken, von FRIEND & SMITH (1971) bei Raubwanzen sowie von MARGALIT et al. (1972) bei Tsetsefliegen verwendet worden ist. Der Bau der Apparatur wurde nach dem Schaltplan Abb. 2 von Herrn Ing. K. Voigt, Bonn, ausgeführt.

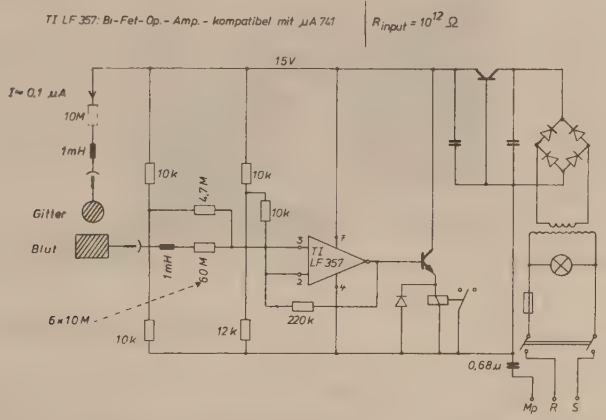


Abb. 2: Schaltplan des "Bitometers".

Die Funktion des Bitometers beruht darauf, daß ein Stromkreis dann geschlossen wird, sobald ein Tier Kontakt mit dem angebotenen Blut aufnimmt, und wieder unterbrochen wird, wenn der Saugrüssel zurückgezogen wird. Die Versuchsanordnung zeigt Abb. 3. In die übliche Fütterungseinheit (vgl. 2.1.4.) wird eine stabförmige Elektrode zwischen Glasplatte und Parafilm-Membran ins Blut geschoben. Die andere Elektrode besteht aus

einem Metallgitter, das auf die Membran gelegt wird. Hierauf wird ein Versuchstier gesetzt, das durch Überstülpen eines durchsichtigen Plastik-Röhrchens am Verlassen des Gitters gehindert wird.

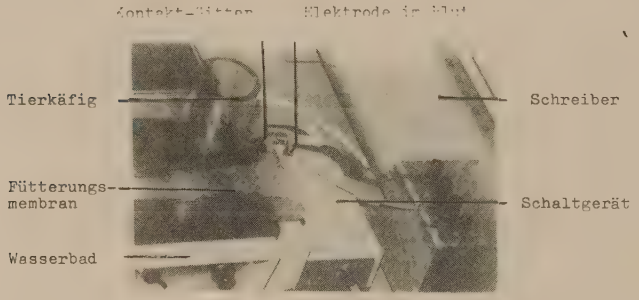


Abb. 3: Versuchsanordnung zur elektronischen Registrierung der Saugaktivität von M. o v i n u s

Um die Versuchstiere durch den Stromfluß in ihrem Verhalten möglichst wenig zu beeinträchtigen, wurde mit einem sehr großen Widerstand ($R_{input} = 10^{12}\Omega$) gearbeitet. Die durch die Saugtätigkeit der Versuchstiere hervorgerufenen Stromschlüsse wurden mit Hilfe eines Kompensationsschreibers (Servogor S, RE 551) registriert. Die gesamte Versuchsapparatur wurde zur Entstörung in einem begehbaren Faraday-Käfig aufgebaut.

2.5. Radioisotopenversuche

Um erste Hinweise über die Darmpassage und die Verdauungsrate von Schaflausfliegen zu erhalten, wurde die biologische Halbwertszeit von ^{32}P bestimmt.

10 ml defibriniertes Schafsblut wurden mit 200 µCi radioaktiv markiertem Phosphat versetzt (als Orthophosphat in verdünnter HCl-Lösung, pH 2 - 3, Fa. Amersham Buchler, Braunschweig) und den Fliegen verfüttert. An den folgenden Tagen wurden die Fliegen wie üblich mit unmarkiertem Blut gefüttert.

Die aufgenommene Radioaktivität wurde sofort nach der Fütterung unddann täglich über 7 Tage mit Hilfe eines Geiger-Müller-Zählrohres (Fa. Phillips PW 4251) gemessen.Die Versuchstiere wurden in Einzelkäfigen gehalten, worin der abgegebene Kot auf Filterpapier aufgesammelt und täglich auf vorhandene Radioaktivität kontrolliert wurde.

Aus den erhaltenen Meßdaten wurde nach den Angaben von KLOFT (1977) die biologische Halbwertszeit (T_{biol}) für ^{32}P ermittelt.

2.6. Hämatin-Bestimmung

Hierbei handelt es sich um eine Methode, die zuerst von SUTTON & ARTHUR (1962) bei Zecken und von BURSELL (1966) bei Tsetsefliegen angewandt wurde.

Männliche Schaflausfliegen wurden in Einzelkäfige gebracht und über Parafilm mit defibriniertem Blut gefüttert. Um die Größe der Blutmahlzeit festzustellen, wurden die Fliegen vor und sofort nach der Blutaufnahme gewogen.

Die Hämatin-Bestimmungen wurden nach 12, 24, 36, 48, 60 und 72 Stunden wie folgt vorgenommen. Nach Abtötung eines Versuchstieres wurde der Mitteldarm entnommen und mit etwas Quarzsand in 1,5 ml 0,1 N NaOH homogenisiert. Nach 15 min wurde 1 ml

80 %iger Alkohol zugesetzt und anschließend 5 min bei 12.000 U/mi zentrifugiert. Dem Überstand wurden 0,4 ml Pyridin und eine Prise Natriumdithionit hinzugefügt. Hierdurch entsteht Pyridinhämochromogen, dessen Extinktion bei 546 nm photometrisch (Fa. Eppendorf) gegen die Lösungsmittel und Natriumdithionat gemessen werden kann.

Zur Erstellung einer Eichkurve wurde der Hämatingehalt von 5, 10, 15, 20 und 25 µl desselben Blutes, mit dem die Fliegen gefüttert wurden, nach derselben Methode bestimmt.

2.7. Bestimmung des O_2-Verbrauchs

2.7.1. Warburg-Versuche

Der Sauerstoffverbrauch von Schaflausfliegen wurde mit Hilfe der manometrischen Technik nach Warburg bestimmt. Hierfür stand ein Warburg-Apparat Typ V 166 (Fa. Braun, Melsungen) zur Verfügung. Von den 14 Manometern dienten zwei als Thermobarometer. Die Versuchstiere wurden in sog. Kneitz-Gefäße gesetzt, deren Boden mit 1 ml 20 % KOH zur CO_2-Absorption bedeckt war. Die Versuche wurden bei einer Temperatur von 25°C durchgeführt. Zur Adaptation wurden die Tiere eine halbe Stunde vor Versuchsbeginn in die Reaktionsgefäße gebracht. Als Bezugsbasis für den O_2-Verbrauch wurde das Gewicht der Tiere vor der Blutaufnahme bzw. das Resttrockengewicht (vgl. 2.8.2.) herangezogen.

Um Einflüsse auf den O_2-Verbrauch auszuschalten, die durch das intrauterine Wachstum der Larven hervorgerufen werden, wurden ausschließlich männliche Tiere untersucht.

Für Untersuchungen des Gasstoffwechsel von Puppen wurden Warburg-Gefäße (Typ A 0500) von 6 ml Volumen verwendet. Die Puppen wurden während der gesamten Metamorphose-Zeit im Zuchtraum aufbewahrt und jeden zweiten Tag für ca. 3 Std. in die Warburg-Gefäße überführt. Vor jedem Versuch wurde das Gewicht der Puppen als Bezugsbasis für die Meßwerte ermittelt. Da abgestorbene Puppen sehr rasch erheblich an Gewicht verlieren, konnte durch die Wägungen gleichzeitig

estgestellt werden, ob die Tiere noch lebten.

ro Reaktionsgefäß wurden 4-6 Puppen eingesetzt. Zur Adaptation urden sie ca. 30 min vor den jeweiligen Messungen in die eaktionsgefäße gebracht. Da außer dem Sauerstoffverbrauch auch er respiratorische Quotient (RQ) bestimmt werden sollte, wurden .e Gasvolumenänderungen zunächst eine Stunde lang ohne Zusatz on KOH gemessen. Dann wurde je 1 ml 20 % KOH in die Gefäße ge- eben und nach weiteren 30 min Adaptation eine Stunde lang der auerstoffverbrauch gemessen.

.7.2. Polarographische O_2-Messungen

ur kontinuierlichen Messung des O_2-Verbrauchs von Muskelhomoge- aten wurde eine Sauerstoffelektrode nach CLARK (Fa. Beckman nstruments) verwendet. Die Messungen erfolgten in einer auf 5°C (Haake Ultrathermostat NB 22) temperierten Küvette von 2 ml assungsvermögen. Um lokale O_2-Gradienten zu vermeiden wurde das eaktionsgemisch ständig mit Hilfe eines Magnetrührers durchmischt. er O_2-Verbrauch wurde durch einen Kompensationsschreiber Servogor S, RE 551) registriert.

ir die Versuche wurde ein Puffer (pH 7,0) nach KEELEY (1971) ein- esetzt, der bei entsprechenden Untersuchungen mit Mitochondrien- uspensionen von Schaben benutzt worden war:

$H_2 PO_4$	30 mM
Cl	15 mM
g $Cl_2 \cdot 6 H_2O$	5 mM
DTA (Äthylendiamin-tetraessigsäure)	2 mM
ris (Tris-hydroxymethyl-aminomethan)	50 mM

ei Luftsättigung besitzt der Puffer eine O_2-Konzentration von 58 nmol/ml (NORRIS & RIBBONS, 1972). Zur Bestimmung des Null- unktes wurde der vorhandene Sauerstoff durch Zugabe von Na-di- hionit vollständig reduziert. Um eine möglichst große Meßgenauig- eit zu erzielen, wurde die Differenz zwischen Sauerstoffsättigung

und Nullpunkt möglichst groß gewählt (Meßbereich 10 mV).

Zur Untersuchung gelangte ein Muskelhomogenat von M. o v i n u s
Fünf Tieren wurde jeweils das Abdomen entfernt, Thorax und Beine
zerschnitten und im Puffer mit Ultraschall (Fa. Braun, Melsungen)
weiter zerkleinert. Dem Reaktionsgemisch wurde ADP (Endkonzentration 1 mM) zugefügt, sowie nacheinander folgende Substanzen:

Pyruvat : Endkonzentration 2 mM
Prolin : Endkonzentration 10 mM

2.8. Analyse der stofflichen Zusammensetzung

Um Aufschluß über die Verwertung der Nahrung (Kap. 4.4.) sowie die Auswirkung verschiedener Blutarten auf die stoffliche Zusammensetzung von M. o v i n u s (Kap. 5.4.) zu erhalten, wurde über einen Zeitraum von 30 Tagen Körpergewicht, Trockengewicht, Resttrockengewicht und Fettgehalt bestimmt. Hierzu wurden frisch geschlüpfte Fliegenmännchen auf ein M. o v i n u s - freies Schaf gesetzt. In 3-Tage-Intervallen wurden je 8 - 10 Tiere abgesammelt und einzeln, wie unten beschrieben, untersucht. Entsprechend wurde mit über die Membran gefütterten Tieren verfahren.

2.8.1. Bestimmung des Trockengewichtes

Nach Feststellung des Körpergewichts wurden die Versuchstiere in einem Vakuumschrank (Fa. Heraeus) bei 80°C über einem Trockenmittel bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, um ihr Trockengewicht zu ermitteln.

2.8.2. Bestimmung von Resttrockengewicht und Fettgehalt

In einem Soxhlet-Extraktionsapparat wurden aus den getrockneten Tieren mit Chloroform alle fettähnlichen Bestandteile extrahiert. Der verbleibende Rest wurde erneut bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, woraus sich das Resttrockengewicht ergibt. Die Differenz zwischen Trocken- und Resttrockengewicht entspricht dem Fettgehalt.

8.3. Bestimmung des Glykogengehaltes

tichprobenhaft wurden einige männliche Tiere unbestimmten Alters, per etwa gleichen Gewichtes, auf ihren Glykogengehalt untersucht. eweils 5 bis 10 Tiere wurden hierzu mit etwas Quarzsand zunächst omogenisiert.

urch Injektion mit Amyloglucosidase (Fa. Boehringer, Mannheim) urde das vorhandene Glykogen hydrolisiert und freigesetzte lukose nach der Hexokinase-Methode mit einer entsprechenden est-Kombination (Fa. Boehringer, Mannheim) quantitativ bestimmt.

8.4. Chromatographische Auftrennung der Aminosäuren

m Anschluß an einen Flugversuch mit H. e q u i n a (Kap. 4.6.) ollte die Aminosäurenzusammensetzung der Thoraxmuskulatur unter- ucht werden, um festzustellen, ob Hippobosciden ähnlich wie setsefliegen Prolin als Energiequelle verwenden. Hierzu wurde er Thorax einer Fliege in 1 ml aqua dest mit etwas Quarzsand omogenisiert und anschließend 10 min bei 3000 U/min zentrifugiert. ,1 ml des wässrigen Überstandes, der die Aminosäuren enthält, urde punktförmig auf eine mit Kieselgel G beschichtete Dünn- chicht-Chromatographieplatte aufgetragen. Für die zweidimensionale uftrennung wurden folgende Laufmittel benutzt:

1) n-Butanol : Eisessig : Wasser
(60:20:20), Laufzeit: 2,5 Stdn.

2) Phenol : Wasser
(75:25) + 20 mg NaCN, Laufzeit: 3 Stdn.

ach der Trennung wurden die Platten getrocknet und anschließend it Ninhydrin (0,3 g + 100 ml n-Butanol + 3 ml Eisessig) besprüht. ur optimalen Farbentwicklung wurden die Platten kurzzeitig auf 10°C erhitzt.

2.9. Elektrophorese und immunologische Methoden

Für elektrophoretische und immunelektrophoretische Untersuchungen stand eine Universaltrennkammer (Fa. Instrumentation Laboratory) zur Verfügung. Hiermit wurden die Proteine der Hämolymphe von M. o v i n u s auf Zelluloseacetatfolie aufgetrennt, sowie auch die Immunelektrophorese nach GRABAR & WILLIAMS durchgeführt. Da käufliches, polyvalentes Anti-Rinder-Serum (Fa. Byk-Mallinckrodt) benutzt wurde, mußten die Versuchstiere zuvor mit Rinderblut gefüttert werden.

Die radiale Immunodiffusion nach MANCINI wurde mit Fertigplatten (Fa. Travenol) durchgeführt, die Antiserum gegen Human-IgG enthielten. Für diesen Zweck mußten die Tiere zuvor mit Menschenblut gefüttert werden, das vom Institut für Hämatologie zur Verfügung gestellt wurde.

E R G E B N I S S E

3. Untersuchungen zum Saugverhalten

3.1. Morphologisch-anatomische Grundlagen

Die Mundwerkzeuge von M. o v i n u s sind bereits früher von JOBLING (1926) bearbeitet worden. Eine Nachuntersuchung war jedoch aus zwei Gründen naheliegend. Erstens erlaubt der Einsatz eines Rasterelektronenmikroskopes (2.2.1.) durch sein hohes Auflösungsvermögen eine genauere Betrachtung als sie JOBLING mit den damaligen optischen Hilfsmitteln möglich war. Zweitens können die Befunde heute, vor allem im Vergleich zu mit modernen Mitteln bereits gut untersuchten Insekten, wie z.B. Tsetsefliegen, besser interpretiert werden. Außer M. o v i n u s standen zwei weitere Hippobosciden-Arten zur Verfügung, nämlich H i p p o b o s c a e q u i n a und L i p o p t e n a c e r v i, sodaß eine vergleichend-morphologische Betrachtung der Ausstattung des Kopfes vorgenommen werden konnte. Besonders eingehend wurden die Träger von Sinnesorganen untersucht, die bei der Wirtssuche, bzw. bei der Auffindung einer geeigneten Stelle zur Blutaufnahme von Bedeutung sind, nämlich die Antennen, die Maxillar-Palpen sowie die Proboscis selbst.

3.1.1. Morphologie des Kopfes

Wie der gesamte Körper so ist auch der Kopf der Hippobosciden in Anpassung an die ektoparasitische Lebensweise dorsoventral abgeflacht (Abb. 4a-d). Während die noch flugtüchtigen Arten H. e q u i n a (Abb. 4c) und L. c e r v i (Abb. 4d) noch im Besitz wohlausgebildeter Komplexaugen sind, ist die Zahl der Ommatidien bei M. o v i n u s sehr stark (auf 135) reduziert (Abb. 4a). Diese Reduktion hängt zweifellos mit dem Verlust der Flugfähigkeit dieser Art zusammen.

Die Antennen bestehen wie bei allen M u s c i f o r m i a aus drei Gliedern: Scapus, Pedicellus und Flagellum mit Arista. Bei den Hippobosciden ist die gesamte Antenne jedoch sehr gedrungen gebaut, worauf in Kap. 3.1.4. näher eingegangen werden wird, und in einer schützenden Fühlergrube versenkt.

Die Proboscis wird ebenso wie bei Tsetsefliegen, aber im Gegensatz zu blutsaugenden Musciden, wie z.B. S t o m o x y s c a l c i t r a n s (L.) von einer Rüsselscheide, die aus den Palpi maxillari gebildet wird, geschützt. Im Vergleich zu Tsetsefliegen ist die Rüsselscheide bei den Hippobosciden jedoch kürzer, da sie die Proboscis sehr weit in die Kopfkapsel zurückziehen können und sie nur zur Blutaufnahme ausstrecken (Abb. 4b).

3.1.2. Feinmorphologie der Proboscis

Der Stechrüssel der Hippobosciden ist wie bei den übrigen blutsaugenden musciformen Dipteren vom leckend-saugenden Mundwerkzeug-Typ der Muscidae abzuleiten. Er besteht aus dem Labium, das als Rinne ausgebildet ist, die vom Labrum-Epipharynx abgedeckt wird. Beide Elemente zusammen fungieren als Nahrungskanal, an dessen Grunde außerdem der Hypopharynx liegt, der als Speichelkanal dient.

as Labium endet distal in den beiden ventral miteinander ver-
chmolzenen Labellen (Abb. 5a/b/e). Beim Stich werden die Labellen
vertiert, sodaß ihre Ausstattung mit Zähnen zutage tritt, mit
eren Hilfe sie in das Integument eines Wirtstieres eindringen
önnen (Abb. 5a/e). Die Zähne sind in zwei Reihen zu je fünf und
licht, wie JOBLING (1926) angibt, zehn angeordnet. Die äußeren
ähne besitzen je zwei leicht gebogene stumpfe Enden (Abb. 5c).
ie inneren Zähne sind etwas kleiner und besitzen je drei Spitzen,
ovon die mittlere am kräftigsten ausgebildet ist. Zwischen den
ahnreihen befinden sich gut entwickelte Sensillen, die von
OBLING (1926) als Geschmackssensillen bezeichnet wurden. Die
orsalen Ränder der Labellen tragen Reihen von je sieben flachen,
ückwärts gerichteten Zähnen (Abb. 5b). Insgesamt ähnelt die
rmatur der Labellen mehr derjenigen von S t o m o x y s
a l c i t r a n s (NOGGE, unveröffentlicht) als der von Tsetse-
liegen (POPHAM & ABDILLAHI, 1975, 1979), wo sie aus vielen
leinen zu Feilen angeordneten Zähnen besteht.

ie Spitze des Labiums ist ferner mit zwei Reihen von Sensillen
on unterschiedlicher Größe ausgestattet (Abb. 5d/e). Die hintere
eihe besteht aus zwei größeren und zwei kleineren Sensillen. In
nalogie zu den Verhältnissen bei Tsetsefliegen (RICE et al. 1973,
ITCHELL, 1976) ist zu vermuten, daß es sich bei den größeren
m ATP-Rezeptoren handelt. Die beiden anderen, sowie die kleineren
ensillen der vorderen Reihe sind aber sicher auch als Chemore-
eptoren anzusehen.

uf den Außenflächen der Labellen finden sich weiterhin jeweils
wei kurze in einer Versenkung gelegene Mechanorezeptoren (Abb.
e/f). Bei Tsetsefliegen sind an dieser Stelle Mechanorezeptoren
n größerer Zahl und verschiedene Typen zu finden (RICE et al. 1973
OPHAM & ABDILLAHI, 1979). Auf dem Haustellum sind bei
M. o v i n u s im Gegensatz zu Tsetsefliegen keine Sensillen
u finden.

Abb. 4: Köpfe von a) M. o v i n u s, b) M. o v i n u s mit ausgestreckter Proboscis, c) H. e q u i n a und d) H. c e r v i mit jeweils gespreizten Mundwerkzeugen. (Vergrößerungen: a) und c) 52 X, b) 90 X, d) 105 X)
An = Antenne, Au = Auge, Pm = Palpus maxillaris, Pr = Proboscis

e Bezahnung der Labellen von H. e q u i n a und L. c e r v i terscheidet sich nicht von der bei M. o v i n u s. Lediglich die am dorsalen Rand der Labellen gelegenen Zähne von e q u i n a sind zahlreicher als bei M. o v i n u s und regelmäßig angeordnet (Abb. 6b). Auch die Ausstattung mit emorezeptoren entspricht den Verhältnissen bei M. o v i n u s pb. 6a/e). Die Mechanorezeptoren der Labellen sind bei e q u i n a (Abb. 6c) und L. c e r v i (Abb. 6f) etwas nger als bei M. o v i n u s. Ihre Zahl ist bei H. e q u i n a Berdem auf ein einziges Paar reduziert. H. e q u i n a zeichnet sich gegenüber den anderen beiden untersuchten Hippobosciden-ten durch den Besitz von Sensillen am Haustellum aus (Abb. 6d). handelt sich um zweiköpfige, tief versenkte Sensillen. Entrechende Sensillen sind auch bei Tsetsefliegen vorhanden TCE et al., 1973). Sie werden bei Einstich in das Gewebe mechasch gereizt. Fehlt dieser Reiz, sind die Fliegen nicht bereit saugen. MARGALIT et al. (1972) erklären damit, daß Tsetseiegen nur sehr schlecht durch dünne Membranen, wie z.B. Paralm, Blut aufnehmen. Umgekehrt ist M. o v i n u s, die keine chanorezeptoren am Haustellum besitzt, eher bereit durch Paralm als durch die dickere Silikon-Membran Blut aufzunehmen gl. Kap. 3.2., Tab. 1).

1.3. Feinmorphologie der Rüsselscheide

ie Hippobosciden besitzen eine Rüsselscheide, die von den xillarpalpen gebildet wird. Die leicht nach unten gebogene sselscheide von M. o v i n u s ist auf den Außenwänden mit hlreichen taktilen Borsten versehen (Abb. 7, 8a, c). Sie sind den Spitzen der Palpen besonders zahlreich und lang (Abb. 7a/c), hrend sie nach weiter hinten immer kürzer werden (Abb. 8c).

den Spitzen der Palpen befinden sich Sinnesfelder, mit dichtem satz von Chemorezeptoren (Abb. 8a/b), wie sie in ähnlicher Form ch auf den Antennen zu finden sind. Kleine, offensichtlich enfalls chemorezeptorische Sensillen sind entlang des unteren

a
b
IZ
ATP
c
Ch
AZ
IZ
d
Ch
Ch
AZ
e
Me
f

Abb. 5: Die Labellen von M. o v i n u s
a) im geöffneten b) im geschlossenen Zustand, jeweils von dorsal gesehen, c) Bezahnung d) Chemorezeptoren e) Labellen evertiert, Seitenansicht, f) Mechanorezeptor
(Vergrößerungen: a) 1000 X, b) 2280 X, c) 5100 X, d) 5000 X, e) 1000 X, f) 5000 X)
ATP = ATP-Rezeptor, äZ = äußerer Zahn, Ch = Chemorezeptor, iZ = innerer Zahn, Me = Mechanorezeptor, rZ = randständiger Zahn

a
b
c
d
e
f
CH
ATP
Me

Abb. 6: a) Die Labellen von H. e q u i n a, geschlossen, Dorsalansicht, b) Zähne des dorsalen Randes, c) lateraler Mechanorezeptor, d) zweiköpfige Mechanorezeptoren auf dem Haustellum, e) die Labellen von L. c e r v i, geschlossen, Frontalansicht, f) Chemo- und Mechanorezeptoren
(Vergrößerungen: a) 1100 X, b) 5250 X, c) 10050 X, d) 1000 X, e) 1100 X, f) 5200 X)
ATP = ATP-Rezeptor, Ch = Chemorezeptor, Me = Mechanorezeptor

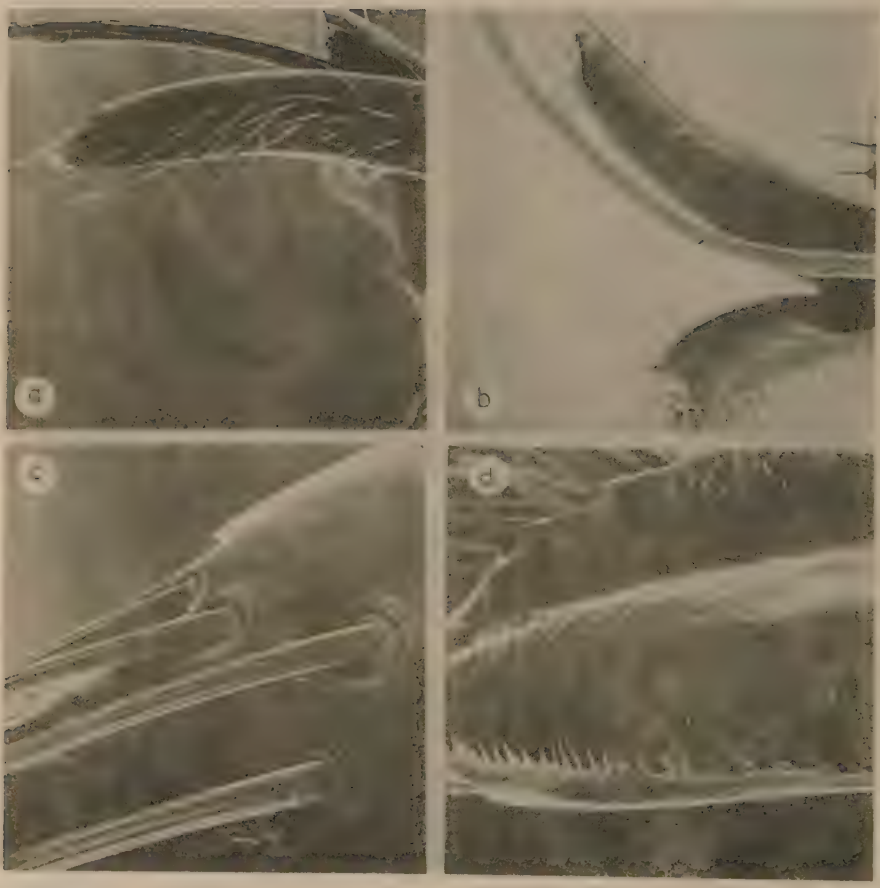
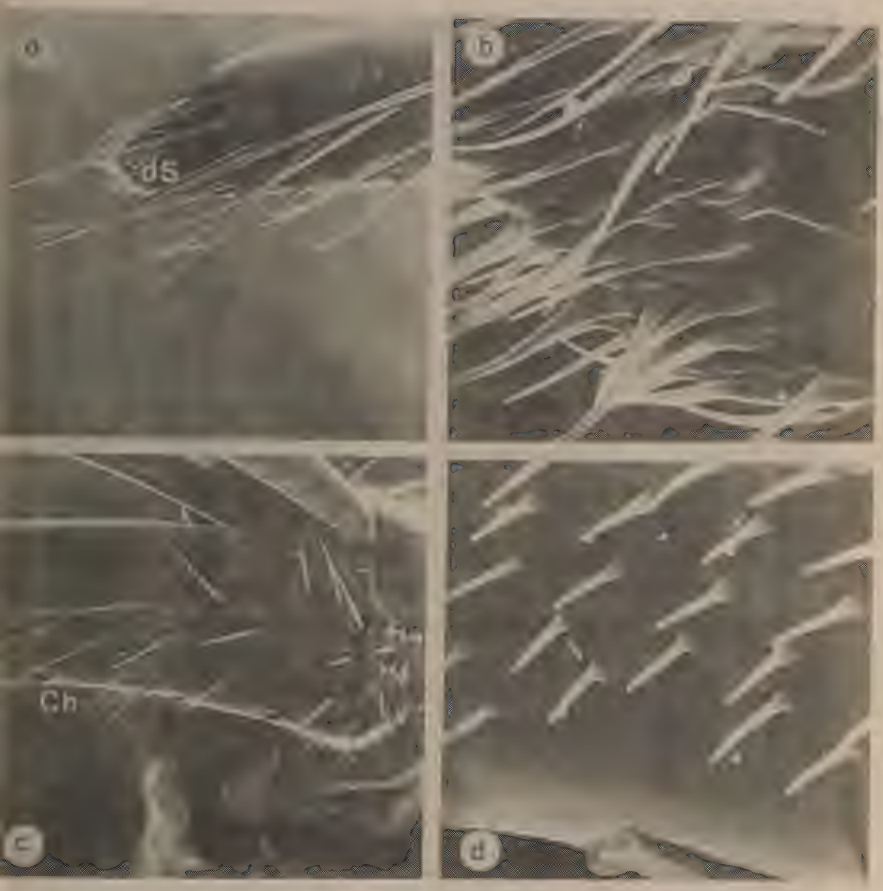


Abb. 7: Die Rüsselscheide von M. o v i n u s
a) Außenseite, b) Innenseite, c) taktile Borsten am distalen Ende, d) Innenfläche, distal.
(Vergrößerungen: a) 1000 X, b) 105 X, c) 1000 X, d) 500 X)



bb. 8: Chemorezeptoren der Rüsselscheide von M. o v i n u s
a) distales Sinnesfeld, b) Ausschnittvergrößerung,
c) Chemorezeptoren des ventralen Randes, d) Ausschnitt-
vergrößerung
(Vergrößerungen: a) 200 X, b) 2000 X, c) 200 X,
d) 1950 X)
Ch = Chemorezeptor, dS = distales Sinnesfeld.

a
b
c
d
e
f

Abb. 9: Die Rüsselscheide von H. e q u i n a
a) Außenseite, b) Innenseite, c) Sensillen der Innenseite,
Die Rüsselscheide von L. c e r v i
d) Außenseite, e) distales Ende von außen, f) von innen
(Vergrößerungen: a) 200 X, b) 190 X, c) 950 X,
d) 210 X, e) 525 X, f) 1050 X)

Randes der Palpen zu finden (Abb. 8c/d).

Die Rüsselscheide ist also außerordentlich gut mit Sinnesorganen ausgestaltet. Vor dem Einstich betasten Schaflausfliegen sehr intensiv die Hautoberfläche des Wirtes. Diese Beobachtung machtenbereits JOBLING (1926) bei M. o v i n u s und HASE (1927) sowie FOUDA (1975), bei H. e q u i n a. Bei Tsetsefliegen ist dieses Verhalten dagegen nicht zu beobachten.

Auch auf den konkaven Innenflächen der Rüsselscheide befinden sich feine Haare (Abb. 7d). JOBLING (1926) nahm an, daß sie der Proboscis in der Scheide Halt geben. Dieser Deutung kann aber angesichts der geringen Größe dieser Haare nicht zugestimmt werden.

Die Rüsselscheide von H. e q u i n a (Abb. 9a) ist kürzer und wesentlich breiter als die von M. o v i n u s. Die taktilen Sinneshaare sind gleichmäßig über die Oberfläche verteilt, von einheitlicher Größe und spärlicher als bei M. o v i n u s. Ein distales, chemorezeptorisches Sinnesfeld ist nicht vorhanden. Die Innenflächen der Scheide sind mit kleinen Sinneshaaren teilweise dicht besetzt (Abb. 9b/c). Sie scheinen den randständigen Sensillen von M. o v i n u s (Abb. 8c/d) zu entsprechen.

Die Rüsselscheide von L. c e r v i (Abb. 9d-e) trägt nur wenige taktile Sinneshaare, die fast ausschließlich an der Spitze und am unteren Rand lokalisiert sind. Die Innenflächen zeigen distal einen eigentümlichen Besatz.

3.1.4. Feinmorphologie der Antennen

Wie JOBLING (1926) bereits feststellt, haben die Antennen der Hippobosciden in Anpassung an die ektoparasitische Lebensweise sehr starke Modifikationen erfahren. Diese Modifikationen dienen vornehmlich dem Schutz der Antennen. Das erste Segment (Scapus) ist vollkommen in der Kopfkapsel versenkt, das dritte (Flagellum) soweit in das zweite Segment (Pedicellus) zurückgezogen, daß der Eindruck entsteht, die Arista sitze dem zweiten Segment direkt auf. Das zweite Segment selbst liegt geschützt in der Fühlergrube. Bei M. o v i n u s ist der hintere Teil breit endend, der vordere dagegen spitz zulaufend (Abb. 10a). Am vorderen Ende befinden sich sechs taktile Borsten, von denen sich drei durch besondere Länge auszeichnen (Abb. 10b). Unmittelbar dahinter findet sich die Arista. Darauf folgt eine Riechgrube (Abb. 10c), deren Oberfläche dicht mit kleinen, verzweigten Sensillen besetzt ist (Abb. 10d). Die übrige Antennen-Oberfläche ist mit Ausnahme der Dorsalseite mit Sinneshaaren besetzt wie sie auch von anderen Insekten beschrieben wurden, z.B. G l o s s i n a a u s t e n i (LEWIS, 1970), M u s c a a u t u m n a l i s (BAY & PITTS, 1976) und O n c o p e l t u s f a s c i a t u s (HARBACH & LARSEN, 1976). Im einzelnen handelt es sich um folgende Typen: Sensilla trichodea, Sensilla styloconica und Sensilla basiconica (Abb. 11). Die Sensillae trichodea sind lange schlanke Haare, die endständig gebogen sind. Sie finden sich hauptsächlich am vorderen Teil der Antenne. Die Sensillae styloconica sind kürzer und nicht so zahlreich wie die Sensillae trichodea. Die kürzesten Sinneshaare werden als Sensillae basiconica bezeichnet. Sie sind die am wenigsten verbreiteten. Bei diesem Sensillentyp können spitz endende von stumpf endenden unterschieden werden. Bei starker Vergrößerung wird auf dem zweit genannten Typ ein knopfartiges Ende sichtbar (Abb. 11e/f).

Alle bisher genannten Sensillen treten, wie Abb. 11b veranschaulicht, nicht nur einzeln, sondern auch in Bündeln auf.

Auf den Antennen von G. a u s t e n i fand LEWIS (1970) noch einen weiteren Sensillentyp, Sensilla microtricha, der bei den hier untersuchten Hippobosciden nicht vorhanden ist. Stattdessen tritt ein weiterer, auch von anderen Insekten her nicht bekannter Typ auf, der sich durch eine endständige Verzweigung auszeichnet. Dieser Sensillentyp ist besonders auf dem hinteren Teil der Antenne häufig (Abb. 11d). Die abgehenden Äste treten meist in der Einzahl, gelegentlich aber auch zu mehreren auf (Abb. 11c).

Die Antenne von H. e q u i n a (Abb. 12a) liegt ebenfalls in einer gut ausgebildeten Fühlergrube. An ihrer Spitze trägt sie 3 taktile Sinneshaare, wobei sich das mittlere durch besondere Länge hervorhebt. Die Arista (Abb. 12b) ist größer und weiter verzweigt als bei M. o v i n u s, was sicherlich im Zusammenhang mit dem Flugvermögen von H. e q u i n a zu sehen ist. Eine Riechgrube scheint zu fehlen. Im übrigen wurden alle schon bei M. o v i n u s beschriebenen Sensillentypen gefunden. Bemerkenswert sind auch hier wieder die verzweigten Sensillen (Abb. 12c), wobei einer der Äste stets peitschenförmig verlängert ist.

Die Antenne von L. c e r v i unterscheidet sich von den Antennen der beiden anderen untersuchten Hippobosciden-Arten durch das weitgehende Fehlen von Sensillen auf der dorsalen und lateralen Oberfläche (Abb. 12d). Die Zahl der taktilen Setae ist weiter, auf zwei reduziert. Davor befinden sich fünf olfaktorische Sinneskegel, die als Sensilla coeloconica bezeichnet werden können (Abb. 12d/e). Ähnliche Sensillen sind auch von anderen Insekten, wie Heuschrecken (SILFER, 1959), und O n c o p e l t u s f a s c i a t u s (HARBACH & LARSEN, 1976) bekannt, fehlen aber offensichtlich bei anderen Dipteren, wie bei G. a u s t e n i (LEWIS, 1970). Wie bei H. e q u i n a besitzt die Antenne von L. c e r v i keine Riechgrube. Die übrigen, jedoch auf die Frontalregion beschränkten olfaktorischen Sensillen entsprechen den Verhältnissen bei M. o v i n u s und H. e q u i n a.

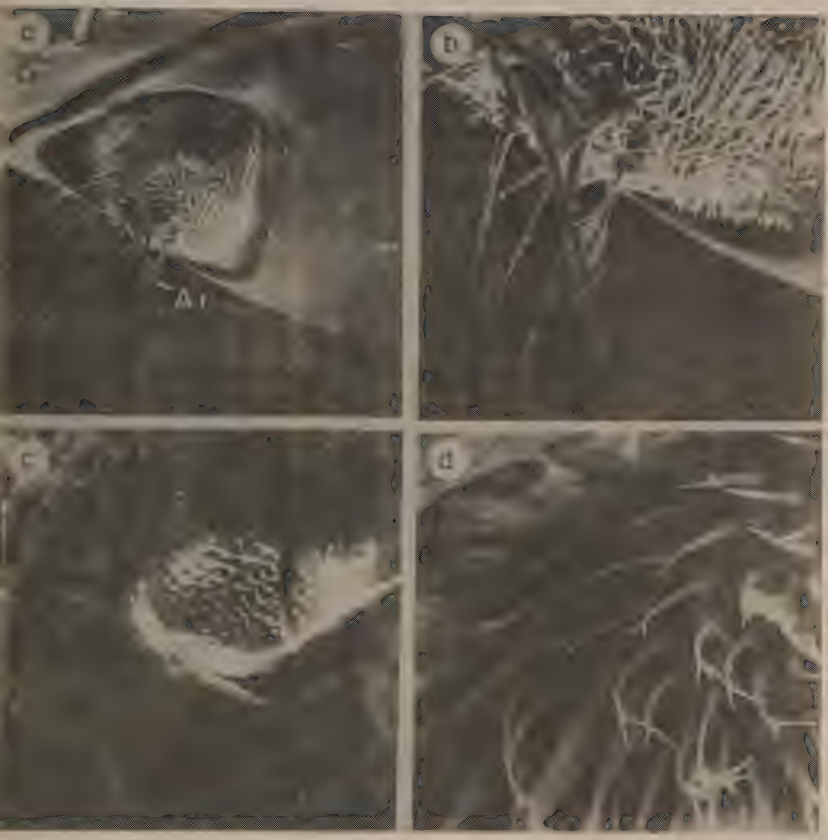


Abb. 10: Die Antenne von M. o v i n u s
a) Gesamtansicht, b) vorderer Teil mit Arista und taktilen Setae, c) Riechgrube, d) verzweigte Sensillen in der Riechgrube.
(Vergrößerungen: a) 190 X, b) 440 X, c) 500 X, d) 1000 X)

a
b
c
d
e
f

Abb. 11: Darstellung der verschiedenen Sensillentypen auf der Antenne von M. o v i n u s
a) Übersicht, b) Bündel, bestehend aus verschiedenen Sensillen, c) verzweigte Sensille, d) verzweigte Sensillen am Hinterrand der Antenne, e) Sensilla basiconica, f) Ausschnittvergrößerung
(Vergrößerungen: a) 1850 X, b) 5250 X, c) 10 000 X, d) 990 X, e) 5000 X, f) 20 000 X)
S.b = Sensilla basiconica, S.st = Sensilla styloconica, S.tr = Sensilla trichodea, v.S. verzweigte Sensille

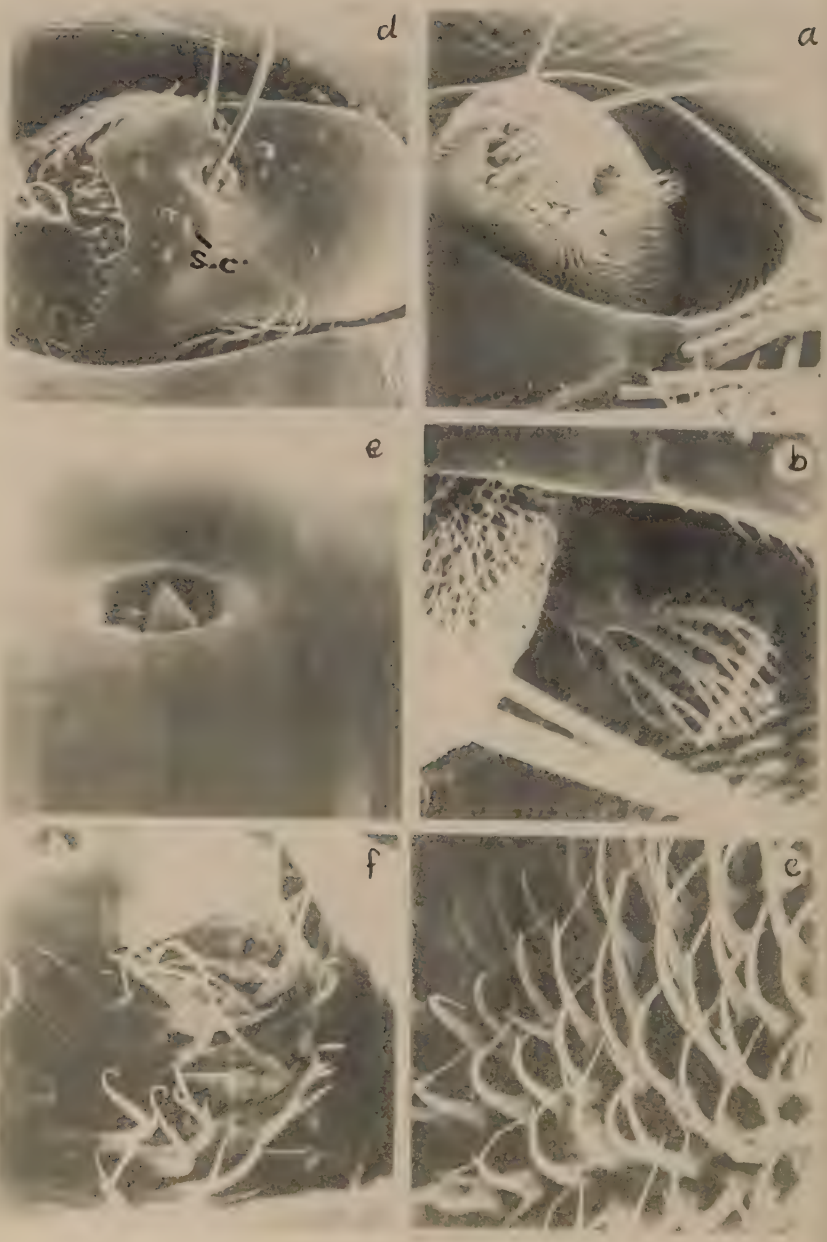

d
S.C.
a
e
b
f
c

Abb. 12: Die Antenne von H. e q u i n a
a) Gesamtansicht, b) Arista, c) verschiedene Sensillentypen.

Die Antenne von L. c e r v i
d) Gesamtansicht, e) Sensilla coeloconica,
f) verschiedene Sensillentypen
(Vergrößerungen: a) 200 X, b) 520 X, c) 2000 X,
d) 500 X, e) 5000 X, f) 2200 X)
S.c = Sensilla coeloconica

3.2. Wahl einer künstlichen Membran zur Fütterung

Für die meisten blutsaugenden Arthropoden reicht eine geeignete Temperatur als Stimulus aus, um Probestiche auszulösen (Zusammenfassende Darstellung bei LANGLEY,1976). Entscheidend für die Blutaufnahme ist aber vielfach auch die Art der Membran, mit der die angebotene Diät bedeckt ist. Während früher meist Membranen natürlicher Herkunft, etwa das Integument embryonaler Mäuse, z.B. YORKE & BLACKLOCK (1915), oder Fledermausflügel z.B. BALOGAN (1977) verwendet wurden, werden heute in der Regel künstliche Membranen wie Parafilm (HADDON, 1956), Baudruche-Membran (GALUN & MARGALIT, 1970) oder Silikon-Membran (BAUER & WETZEL, 1976) eingesetzt.

Versuche zur Fütterung von Schaflausfliegen über Membranen sind aus der Literatur nicht bekannt. Im Rahmen dieser Arbeit wurde den Tieren auf 34°C erwärmtes Blut über drei Typen von Membranen angeboten: Parafilm M (Fa. American Can Comp.), Silikon-Membran (freundlicherweise zur Verfügung gestellt von Dr. H. Wetzel, I.A.E.A., Wien) und Baudruche-Membran (Fa. Long & Long, U.S.A.).

Die Ergebnisse, die in Tabelle 1 zusammengestellt sind, zeigen, daß Parafilm die geeigneteste Membran zur Fütterung von Schaflausfliegen ist. Während 60 % der Versuchstiere durch Parafilm Blut aufnahmen, saugten nur 15 % durch die Slikon-Membran und gar kein Tier durch die Baudruche-Membran. Die bessere Eignung von Parafilm dokumentiert sich auch in den jeweils aufgenommenen Blutmengen: Parafilm: ♂♂ 4,7 mg, ♀♀ 8,9 mg. Außerdem konnte beobachtet werden, daß auch weniger hungrige Tiere durch Parafilm Blut aufnahmen. Für alle weiteren Versuche wurde daher Parafilm verwendet.

Tabelle 1: Die Eignung verschiedener künstlicher Membranen zur Fütterung von M. o v i n u s

Membran	Anzahl der Versuchstiere	Tiere, die Blut aufgenommen haben		durchschnittliches Gewicht der Tiere vor der Blutaufnahme		durchschnittliche Größe der Blutmahlzeit	
		n	%	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Parafilm	20	12	60	10,8	11,4	4,7	8,9
Silikon	20	3	15	10,1	10,9	4,2	6,5
Baudruche	20	0	0	10,5	10,8	0	0

3.3. Temperaturabhängigkeit des Saugverhaltens

Wie bereits unter 3.2. erwähnt, stellt die Temperatur den entscheidenden Stimulus zur Nahrungsaufnahme blutsaugender Insekten dar. Um die optimale Temperatur sowohl der Nahrung wie auch der Umgebung für die künstliche Fütterung von Schaflausfliegen zu ermitteln, wurden die folgenden Versuche durchgeführt.

3.3.1. Orientierung im Temperatur-Gradienten

Mit Hilfe einer Temperatur-Orgel (vgl. 2.3.1.) wurde zunächst die Vorzugstemperatur von M. o v i n u s bestimmt, wobei zwischen hungrigen und gefütterten Fliegen unterschieden wurde. Abb. 13 gibt zunächst das Verhalten von gefütterten, d.h. unmittelbar vor Versuchsbeginn vom Schaf abgesammelten Fliegen, an.

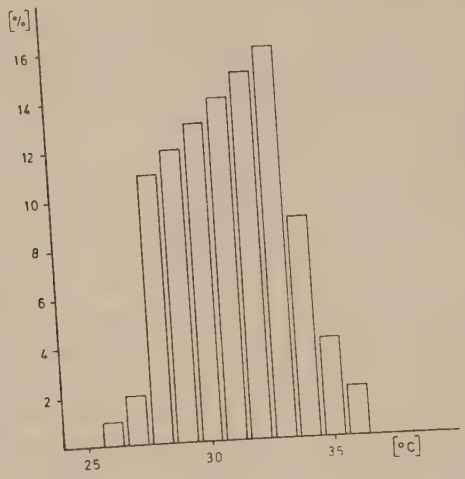
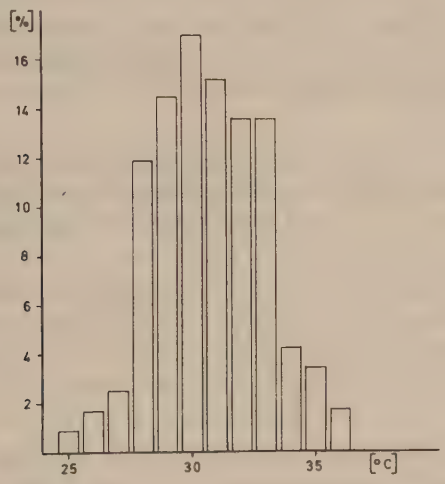


Abb. 13: Orientierung gefütterter Schaflausfliegen im Temperatur-Gradienten.

iere verteilten sich in Bereichen zwischen 25°C und 36°C
inem Maximum bei 33°C (90 % zwischen 27,2° und 34,4°C).

ige Fliegen (Abb. 14) verteilten sich ebenfalls zwischen
und 36°C mit einem Maximum bei 30°C (90 % zwischen 27,0°
2,4°C). Eine Prüfung beider Verteilungsmuster im Wahr-
nlichkeitsnetz ergab, daß es sich in beiden Fällen um eine
lverteilung handelte. Das hierbei abgelesene arithmetrische
l lag für die gefütterten Fliegen bei $\bar{x}$ = 30,8 ± 2,6 und für
ungrigen bei $\bar{x}$ = 30,2 ± 2,75.
beiden Mittelwerte unterscheiden sich statistisch (χ^2-Test)
voneinander. Hieraus ergibt sich, daß die Vorzugstemperatur
l für gefütterte wie für hungrige Schaflausfliegen gleich ist.



14: Orientierung hungriger Schaflausfliegen im
Temperatur-Gradienten

Temperatur-Messungen mit einem Sekundenthermometer auf der Hautoberfläche an den Schenkeln und Flanken, den bevorzugten Aufenthaltsorten von M. o v i n u s auf den Schafen, zeigten 31,6 -31,8°C. Die Vorzugstemperatur der Tiere liegt also darunter. In Übereinstimmung damit hatte bereits HARDENBERG (1929) festgestellt, daß sich Schaflausfliegen nur kurzfristig direkt auf der Hautoberfläche ihrer Wirte aufhalten. Eine Orientierung der Tiere im Vlies der Schafe wurde auch von MacLEOD (1948) und EVANS (1950) beschrieben. Nach den vorliegenden Versuchsergebnissen ist diese aber offensichtlich nicht vom Fütterungszustand, sondern ausschließlich von der Außentemperatur und evtl. weiteren Außenfaktoren, wie Feuchtigkeit, Sonneneinstrahlung, u.a. abhängig.

Im Gegensatz hierzu richtet sich die Vorzugstemperatur von O n c o p e l t u s f a s c i a t u s Dallas nach dem physiologischen Zustand (BONGERS, 1969).

Vorzugstemperaturen sind von einer Reihe von Ektoparasiten bekannt. Sie liegen alle im Bereich der Haut- oder Körpertemperatur ihrer Wirtstiere z.B. für C u c l o t o g a s t e r h e t e r o g r a p h u s Nitzsch bei 42,5°C (BAIR, 1950), für P e d i c u l u s h u m a n u s c o r p o r i s Deg. bei 29-30°C (WIGGLESWORTH, 1941), für C i m e x l e c t u l a r i u s L. bei 35°C (HERTER, 1934), für I x o d e s r i c i n u s L. bei 37°C (LEES, 1948).

Eine Abhängigkeit der Vorzugstemperatur vom Fütterungszustand ist in allen genannten Untersuchungen nicht beschrieben.

3.3.2. Der Einfluß der Umgebungstemperatur auf das Saugverhalten bei konstanter Bluttemperatur

Um zu prüfen, welchen Einfluß die Umgebungstemperatur auf das Saugverhalten der Schaflausfliegen hat, wurde die Fütterungsapparatur in einen Thermostaten gebracht, dessen Temperatur in Stufen zwischen 20 und 38°C variiert wurde (vgl. 2.3.2.).

Bluttemperatur wurde jedoch bei 34°C konstant gehalten. Die suchsergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Es ist aus ersichtlich, daß das Optimum für die Umgebungstemperatur 25°C liegt. Bei dieser Temperatur nahmen 54 % der einge- zten Versuchstiere Blut auf. Für die Weibchen war auch die genommene Blutmenge in diesem Temperaturbereich am größten. taunlicherweise wurde von einigen Tieren auch dann noch Blut genommen, wenn die Umgebungstemperatur gleich der Temperatur angebotenen Blutes (34°C) war und sogar, wenn sie höher (37°C) diese lag. Erst bei 38°C Umgebungstemperatur wurde gar kein t mehr aufgenommen. Dies steht im Gegensatz zu Befunden von BA (1968), der feststellte, daß R h o d n i u s p r o - x u s Stål. nur Probestiche durchführt, wenn die Umgebungs- peratur mindestens 5° niedriger liegt als die Bluttemperatur. scheidend ist bei R. p r o l i x u s auch nicht die absolute peratur, sondern die Temperaturdifferenz zwischen Blut und ebung.

5.3. Einfluß der Bluttemperatur auf das Saugverhalten bei konstanter Umgebungstemperatur

einer weiteren Versuchsserie wurde die Temperatur des ange- enen Blutes (von 30°C bis 38°C) variiert, während die Um- ungstemperatur bei 25°C konstant gehalten wurde. Die Ergebnisse d in Tabelle 3 zusammengefaßt. Bei Bluttemperaturen unter C nahmen die Tiere kein Blut auf. Als Optimaltemperatur, ge- ssen sowohl an der Häufigkeit der Blutaufnahmen (60 %) wie auch Größe der einzelnen Blutmahlzeiten erwies sich 34°C. Bei ser Bluttemperatur wurden auf der Membranoberfläche 32°C essen, eine Temperatur also, die auch auf der Hautoberfläche Schafen festgestellt worden war (vgl. 3.3.1.). Bei Blut- peraturen über 38°C wurden keine Blutaufnahmen mehr beobachtet. ammenfassend läßt sich aufgrund der Versuche, die zur Temperatur- ängigkeit des Saugverhaltens durchgeführt wurden, feststellen, Schaflausfliegen bei einer Umgebungstemperatur von 25°C und er Bluttemperatur von 34°C unter künstlichen Bedingungen am eitwilligsten Nahrung aufnehmen. Für alle weiteren Unter- hungen wurden diese Bedingungen eingehalten.

Tabelle 2: Einfluß der Umgebungstemperatur auf das Saugverhalten von M. o v i n u s bei konstanter Bluttemperatur

Temperatur	Anzahl der Versuchstiere	Tiere, die Blut aufgenommen haben		durchschnittliche Größe der Blutmahlzeit	
(°C)		n	%	♂♂	♀♀
20	20	4	20	3,5	7,7
22	20	9	45	5,0	7,7
25	24	13	54	4,8	8,7
27	20	8	40	6,6	8,2
30	20	5	25	4,6	7,0
34	20	3	15	4,3	6,5
37	20	3	15	5,2	7,3
38	20	0	0	-	-

Tabelle 3: Einfluß der Bluttemperatur auf das Saugverhalten von M. o v i n u s bei konstanter Umgebungstemperatur

Temperatur	Anzahl der Versuchstiere	Tiere, die Blut aufgenommen haben		durchschnittliche Größe der Blutmahlzeit	
(°C)		n	%	♂♂	♀♀
30	20	0	0	-	-
32	20	1	5	-	7,0
33	20	7	35	4,7	7,5
34	20	12	60	4,7	8,9
35	20	8	40	4,8	5,8
37	20	5	25	4,5	-
38	20	3	15	-	3,9
40	20	0	0	0	0

3.4. Saugstimulation durch Phagostimulantien

Während Probestiche blutsaugender Arthropoden meist allein durch einen geeigneten Temperaturreiz ausgelöst werden, bedarf es in vielen Fällen eines weiteren chemischen Stimulus zur Nahrungsaufnahme (Zusammenfassende Darstellung bei GALUN, 1976, und LANGLEY, 1976). Als Phagostimulans können Glutathion oder verschiedene energiereiche Phosphate wirken. Zecken reagieren in der Regel nach dem Alles-oder-Nichts-Prinzip auf Phagostimulantien, wohingegen bei den meisten blutsaugenden Insekten die Größe der aufgenommenen Blutmahlzeit von der Konzentration des Phagostimulans und auch vom jeweiligen physiologischen Zustand des betreffenden Insekts beeinflußt wird.

3.4.1. Bestimmung des Konzentrationsoptimums von ATP

Auf alle getesteten Blutsauger wirkt Adenin-5-triphosphat (ATP) als Phagostimulans. Aus diesem Grunde wurde auf Schaflausfliegen zunächst die Wirkung von ATP in Konzentrationsabhängigkeit geprüft. ATP wurde hierbei einer physiologischen Kochsalzlösung (0,15 M) zugefügt, die von den Tieren auch ohne Zusatz eines Phagostimulans, wenn auch in sehr geringem Maße, aufgenommen wird. Die Testergebnisse zeigen deutlich (Tab. 4), daß die Nahrungsaufnahme bei M. o v i n u s von der Konzentration von ATP abhängig ist. Die Konzentration von 10^{-3}M erwies sich als optimal, was die Häufigkeit der Aufnahmen (54 %) und auch die aufgenommenen Mengen betrifft. Diese Konzentration stellt auch für andere Blutsauger das Optimum dar.

Die Tiere nahmen jedoch nichts auf, wenn 10^{-3}M ATP destilliertem Wasser zugefügt wurde. Dies steht in Übereinstimmung mit den Befunden bei fast allen übrigen untersuchten Blutsaugern, bei denen Phagostimulantien nur wirksam sind, wenn sie in mit dem Blut isotonischen Lösungen angeboten werden. Eine Ausnahme stellen hier lediglich Tsetsefliegen dar, die Salz-, Zuckerlösungen und sogar Wasser, auch in Abwesenheit von Phagostimulantien, aufzunehmen vermögen (LANGLEY, 1976).

Tabelle 4: ATP als Phagostimulans für M. o v i n u s

Konzentration von ATP und angebotene Lösung		Anzahl der Versuchstiere	Tiere, die Diät aufgenommen haben		Durchschnittliche Größe der Mahlzeit	
			n	%	♂♂	♀♀
	0,15 M NaCl	20	3	15	2,2	4,8
10^{-2}M ATP in	0,15 M NaCl	20	6	30	5,4	6,2
10^{-3}M ATP	"	24	13	54	6,9	9,1
10^{-4}M ATP	"	14	6	42	5,8	8,9
10^{-5}M ATP	"	18	7	38	7,3	7,6
10^{-3}M ATP in	Aqua dest.	10	-	-	-	-

3.4.2. Die Wirksamkeit anderer Phagostimulantien

In weiteren Versuchen wurde den Schaflausfliegen Adenindiphosphat (ADP), Adeninmonophosphat (AMP), Uridintriphosphat (UTP), Cytidintriphosphat (CTP) und Guanosintriphosphat (GTP) in einer Konzentration von jeweils 10^{-3}M als Phagostimulans angeboten.

Eine stimulierende Wirkung hatten in abnehmender Reihenfolge ATP, ADP, GTP, AMP und UTP, während sich CTP als wirkungslos erwies (Tab. 5).

Schließlich wurde noch reduziertes Glutathion getestet, dessen phagostimulierende Wirkung GALUN & KINDLER (1956) für Zecken aufgezeigt haben. Die Versuche ergaben, daß Glutathion für M. o v i n u s kein Phagostimulans darstellt, was auch für alle übrigen daraufhin getesteten blutsaugenden Insekten zutrifft.

Aufgrund der durchgeführten Experimente mit Phagostimulantien wurde dem Blut bei allen weiterhin durchgeführten Versuchen ATP in einer Konzentration von 10^{-3}M zugesetzt.

3.5. Bestimmung der bei einer Mahlzeit aufgenommenen Blutmenge

Nach der Wahl einer geeigneten künstlichen Membran (Kap. 3.2.) und den erzielten Ergebnissen über die Abhängigkeit des Saugverhaltens von der Temperatur (Kap. 3.3.) und Phagostimulantien (Kap. 3.4.) wurde als Nächstes die Größe der über das Membransystem aufgenommenen Blutmahlzeit bestimmt.

Beide zur Verfügung stehenden Blutarten, defibriniertes Schafblut und defibriniertes Rinderblut, wurden als Nahrung angeboten.

Es stellte sich heraus, (Tab. 6) daß das Blut vom Schaf, als dem spezifischen Wirt von M. o v i n u s, wesentlich bereitwilliger aufgenommen wird als Rinderblut. Die Aufnahme konnte erwartungsgemäß durch die Zufügung von 10^{-3}M ATP noch gesteigert werden.

Tabelle 5: Die Wirkung verschiedener Phagostimulantien auf M. o v i n u s

Phagostimulans je 10^{-3}M in 0,15 M NaCl	Anzahl der Versuchstiere	Tiere, die Diät aufgenommen haben		durchschnittliche Größe der Mahlzeit	
		n	%	♂♂	♀♀
ATP	24	13	54	6,9	9,1
ADP	24	12	50	6,0	6,9
GTP	10	3	30	6,6	-
AMP	13	2	15	-	8,2
UTP	15	2	13	7	2,6
CTP	10	-	-	-	-
Glutathion	12	-	-	-	-

Tabelle 6: Größe der Mahlzeiten weiblicher M. o v i n u s
in Abhängigkeit von der Art des angebotenen Blutes

Schafblut		Rinderblut		Schafblut + 10^{-3}M ATP	
Gewicht der hungrigen Fliege	Größe der BMZ (mg)	Gewicht der hungrigen Fliege	Größe der BMZ (mg)	Gewicht der hungrigen Fliege (mg)	Größe der BMZ (mg)
12,1	12,7	13,0	5,3	13,2	15,6
9,0	11,6	11,2	7,5	13,5	11,0
7,5	3,5	10,0	5,0	8,2	7,8
12,1	6,9	9,2	3,6	10,9	8,3
13,2	6,4	7,5	6,5	12,2	10,8
10,6	9,8	12,7	5,7	14,0	8,9
11,0	9,0	11,9	9,5	13,0	15,5
14,1	5,5	11,0	3,1	12,0	15,6
9,5	8,5	11,6	3,2	10,6	11,8
9,3	12,8	13,3	5,3	12,0	7,0
10,0	5,0	10,1	9,9	10,0	8,8
12,0	10,0	9,9	6,9	9,0	11,3
11,5	5,8			11,5	4,7
12,1	10,1			14,0	12,8
11,2	3,0				
$\bar{x}$ 11,0 ± 1,3	8,0 ± 3,2	10,9 ± 1,9	6,1 ± 2,0	11,7 ± 2,0	10,7 ± 3,4

ier ist nicht bekannt, wieviel Blut Schaflausfliegen am
ürlichen Wirt aufnehmen. KEMPER (1951) gibt an, daß Weibchen
Menschen zwischen 6 und 13 mg (MW 7,4 mg) Blut aufnehmen.
er künstlichen Bedingungen nehmen Schaflausfliegen, wie aus
elle 6 ersichtlich ist, bis zu ihrem eigenen Gewicht an Blut
. Es muß dabei aber berücksichtigt werden, daß die Tiere vor
Versuch zwei Tage gehungert hatten und daher möglicherweise
onders große Mengen an Blut aufgenommen haben. Im Vergleich
rzu nimmt H. e q u i n a nur bis zu einem Drittel ihres
enen Gewichts an Blut auf, wie HASE (1927) bei Fütterung am
schen und HAFEZ et al. (1977) bei Fütterung am Meerschweinchen
ttstellten.

. Elektronische Registrierung der Saugaktivität

Hilfe eines elektronischen Registriergerätes, des sog.
ometers (vgl. 2.4.) konnte die Saugaktivität der Schaflaus-
egen exakter festgestellt werden als dies durch bloße Be-
chtung möglich ist. Jedes Durchstechen der Fütterungsmembran,
. sowohl Probestiche wie tatsächliche Blutaufnahmen werden
ch Ausschlag des Schreibers sichtbar gemacht (Abb. 15a/15b).
rend der Blutaufnahme kommt es zu einem allmählichen Anstieg
Stromflusses, der mit einem abrupten Abfall auf die Basis-
ie endet, wenn der Stechrüssel zurückgezogen wird. Dieses
ster entspricht den durch das Saugen anderer blutsaugender
hropoden hervorgerufenen Mustern, z.B. Tsetsefliegen (MARGALIT
al., 1972).

gleiche Saugaktivitäts-Muster wurde festgestellt, wenn den
suchstieren 0,5 M NaCl-Lösung mit 10^{-3}M ATP angeboten wurde
b. 15c). Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit den unter
.1. mitgeteilten Ergebnissen zur Saugstimulation.

legentlich wird eine Blutmahlzeit in mehreren kleineren
tionen aufgenommen, sodaß mehrere aufeinander folgende Strom-
lüsse registriert werden (Abb. 15d).

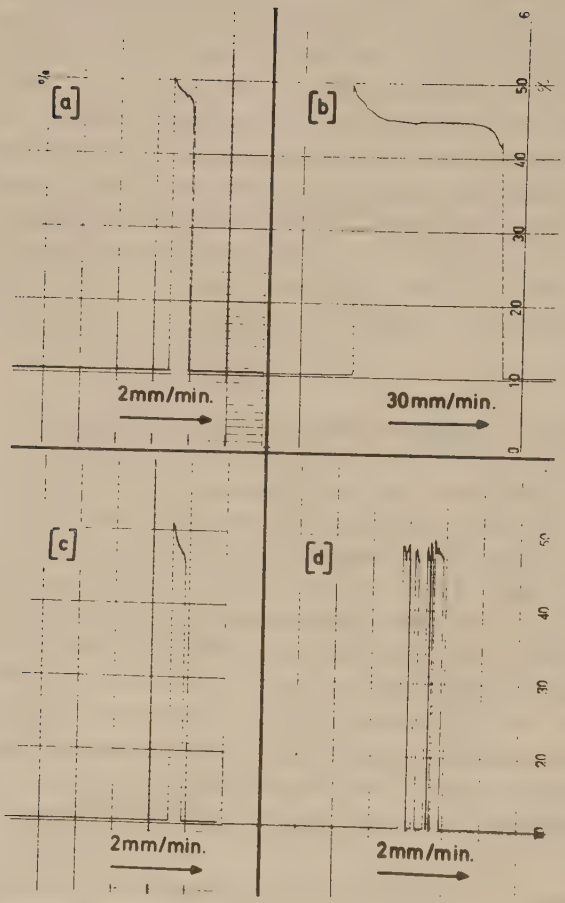


Abb. 15: Elektronische Registrierung der Saugaktivität von M. o v i n u s. a/b) bei Aufnahme von Blut und verschiedenem Papier-Vorschub. c) bei Aufnahme von NaCl-Lösung + 10^{-3}M ATP, d) bei mehrfacher Unterbrechung der Blutaufnahme

.6.1. Dauer der Blutaufnahme und Aufnahmegeschwindigkeit

Mit Hilfe des Bitometers kann die Zeit, die eine Schafläusfliege benötigt, um eine Blutmahlzeit aufzunehmen, exakt ermittelt werden. Hierzu wird die durch den Schreiber registrierte Dauer des Stromschlusses ausgemessen und auf die Laufgeschwindigkeit des Schreibers bezogen.

Die Aufnahme einer Blutmahlzeit dauert unter den gegebenen Versuchsbedingungen für Weibchen (n = 18) zwischen einer und acht Minuten bei einem Mittelwert von $\bar{x} = 2{,}9 \mp 1{,}7$.

NELSON & PETRUNA (1969) beobachteten eine Saugdauer von 5 - 10 Minuten am Mausohr. Möglicherweise war hier die Saugdauer verlängert, weil es sich nicht um den adäquaten Wirt handelt. Die Saugdauer von M. o v i n u s am Schaf ist nicht bekannt.

Um eine Beziehung zwischen der Dauer der Blutmahlzeit und ihrer Größe herzustellen, wurden die Versuchstiere vor und unmittelbar nach Beendigung der Blutaufnahme gewogen. Die Gewichtsdifferenz entspricht der aufgenommenen Blutmenge. Hieraus und aus der registrierten Saugdauer wurde die Aufnahmegeschwindigkeit berechnet.

Saugdauer und Größe der aufgenommenen Blutmenge korrelieren linear miteinander. Diese Korrelation ließ sich jedoch nur für Rinderblut statistisch ($P < 1\ \%$) absichern.

Die Aufnahmegeschwindigkeit hängt auffällig von der Art des angebotenen Blutes ab. Sie beträgt bei weiblichen Tieren durchschnittlich 3,18 mg/min für Rinderblut, 3,49/min für Schafblut und 5,31 mg/min für Schafblut + 10^{-3}M ATP (Tab. 7).

Die Größe der bei diesen Experimenten aufgenommenen Blutmahlzeiten stimmt mit den in Tab. 6 festgestellten Werten überein. Es kann daher geschlossen werden, daß der mit dem Bitometer verbundene Stromdurchfluß die Versuchstiere nicht beeinträchtigt.

Tabelle 7: Bestimmung der Blutaufnahmegeschwindigkeit weiblicher Schaflausfliegen

Blut-Art	Zahl der Versuchstiere	Dauer der Blutaufnahme	Größe der Blutmahlzeit	Aufnahmegeschwindigkeit
	(n)	(min)	(mg)	(mg/min)
Rinderblut	9	2,1	6,7	3,18
Schafblut	10	2,8	8,3	3,49
Schafblut + 10^{-3}M ATP	10	2,2	11,4	5,31

Es erscheint besonders bemerkenswert, daß die Saugdauer bei allen angebotenen Diäten nur unwesentlich variiert. So scheint das Phagostimulans ATP nicht nur die Blutaufnahme zu initiieren, sondern beeinflußt offensichtlich auch in besonderem Maße die Aufnahmegeschwindigkeit. Dieser zumindest für Schaflausfliegen sehr deutliche Zusammenhang wurde für andere Blutsauger bisher nicht beschrieben, obwohl die von GALUN (1976) mitgeteilten Daten von G l o s s i n a a u s t e n i Newstead auch dafür sprechen.

3.6.2. Häufigkeit der Blutmahlzeiten

Permanent-stationäre Ektoparasiten wie Schaflausfliegen haben stets Zugang zu ihrer Nahrungsquelle. Sie können daher beliebig oft Nahrung aufnehmen, und ihre Mahlzeiten sind relativ klein. Im Gegensatz hierzu müssen permanent-temporäre Blutsauger wie z.B. Tsetsefliegen darauf bedacht sein, möglichst große Blutmahlzeiten aufzunehmen und hiermit hauszuhalten, bis sie Gelegenheit haben, einen neuen Wirt aufzusuchen. Es stellt sich die Frage, wie oft eine Schaflausfliege bei ihrer stationären Lebensweise Blut aufnimmt. Um diese Frage zu beantworten, wurden Bitometer-Versuche solange durchgeführt, daß die Versuchstiere wenigstens zwei Mahlzeiten aufnahmen. Während dieser Langzeitversuche wurde das

gebotene Blut zweimal täglich erneuert. Das Intervall zwischen ei Blutmahlzeiten betrug durchschnittlich 10,4 ± Stdn. (vgl. o. 8) für weibliche Tiere. Entsprechende Werte wurden für nnchen erzielt.

oelle 8: Dauer der Blutmahlzeiten und Intervall zwischen zwei Mahlzeiten weiblicher M. o v i n u s

Dauer der Blutaufnahme 1. Mahlzeit (min)	2. Mahlzeit (min)	Zeitraum zwischen den Mahlzeiten (Stdn.)
1	5	6
2	2,5	10
3	2,5	12
1,5	1,5	10
1,5	7,0	10
4,0	3,5	14
1,5	3,0	8
1,5	1,5	13,3
2	1,5	8
3	2	12,5
		$\bar{x}$ 10,4 ± 2,5

s Intervall zwischen den Mahlzeiten korreliert linear mit der nge des bei der ersten Mahlzeit aufgenommenen Blutes (r = 0,71, <1 %) Abb. 16. Hierbei wurde die Saugdauer als Maß für die öße der Blutmahlzeit angesehen (vgl. 3.6.1.). Das Intervall ischen zwei Blutmahlzeiten hängt also mit anderen Worten vom ttigungsgrad der Tiere ab.

er die Häufigkeit der Blutaufnahme bei anderen Hippobosciden egen nur wenig zuverlässige Befunde vor. HASE (1929) schreibt B., daß H. e q u i n a am Menschen täglich eine Blutmahlzeit

aufnimmt. Aus Experimenten von FOUDA (1975) muß jedoch geschlossen werden, daß auch diese Lausfliege mehrmals täglich Blut aufnehmen muß, um ihren Nahrungsbedarf zu decken. Für eine erfolgreiche Züchtung mußten die Tiere 18 h täglich am Meerschweinchen angesetzt werden.

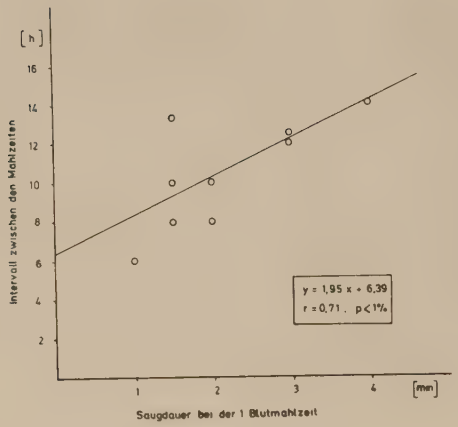


Abb. 16: Abhängigkeit des Fütterungsintervalls von der Größe der Blutmahlzeit (gemessen an der Saugdauer)

..6.3. Beeinflussung des Saugverhaltens durch Licht

setsefliegen zeigen deutliche Aktivitätsrhythmen, die unter nderem von abiotischen Faktoren beeinflußt werden (BRADY & RUMP, 1978). Es kann angenommen werden, daß Schaflausfliegen im ikroklima des Schafvlieses wesentlich weniger von abiotischen inflüssen abhängen. Die Laborbedingungen während der Bitometer-ersuche entsprechen dem Mikroklima auf dem Wirt sicher nur un-enügend. Temperatur und Luftfeuchtigkeit waren aber während der ersuche ± konstant. Die Frage, ob Schaflausfliegen in ihrem Saug-erhalten durch den Tag/Nachtrhythmus beeinflußt werden, ließ ich leicht überprüfen, indem die Versuche mit unterschiedlichem echsel von Licht und Dunkelheit durchgeführt wurden.

nter den gegebenen Versuchsbedingungen war das Saugverhalten nabhängig von Licht und Dunkelheit. Die optische Orientierung pielt für Schaflausfliegen sicherlich eine untergeordnete Rolle. ierfür spricht auch die extreme Rückbildung der Augen (vgl. Kap. .1.1.).

.7. Nahrungsbedarf von M. o v i n u s

us den bisher mitgeteilten Daten über die Größe der Blutmahl-eiten (3.5.) und der Häufigkeit der Blutmahlzeiten (3.6.2.) kann un die Gesamtmenge des von Schaflausfliegen aufgenommenen Blutes erechnet werden. Hierbei interessiert einmal die Blutmenge, die in weibliches Tier benötigt, um eine Larve zu produzieren. Zum nderen kann auch der Blutverlust von mit M. o v i n u s be-allenen Schafen berechnet werden.

.7.1. Berechnung der Gesamtblutmenge, die ein Weibchen während eines Larvalzyklus aufnimmt

ei der Berechnung der Blutmenge, die ein Weibchen während eines arvalzyklus aufnimmt, muß berücksichtigt werden, daß die heran-achsende Larve einen immer größeren Raum im mütterlichen Abdomen

beansprucht, was zur Folge haben könnte, daß die Blutaufnahme-Kapazität während eines Larvalzyklus mehr und mehr eingeschränkt wird. So wird die Aufnahmekapazität bei weiblichen Tsetsefliegen streng durch die Größe der Larve limitiert. Die Summe aus Volumen der Larve und Blutmahlzeit bleibt stets konstant (TOBE & DAVEY, 1972).

Um die Verhältnisse bei M. o v i n u s zu klären, wurden die aufgenommenen Blutmengen von 30 Weibchen mit verschieden großen Larven im Uterus einer Regressionsanalyse unterzogen. Abb. 17 zeigt, daß die Größe der Blutmahlzeiten nicht mit der Größe der Larve korreliert. Die Regression ist statistisch nicht signifikant.

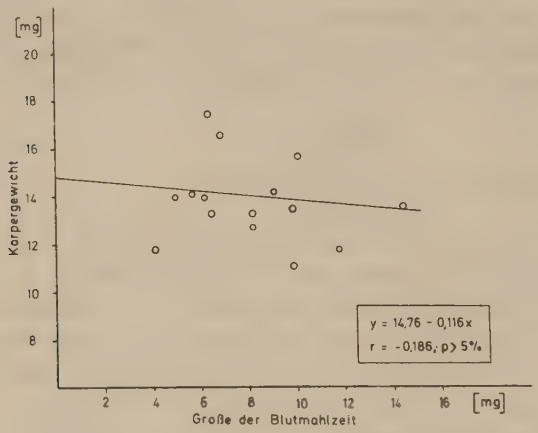


Abb. 17: Abhängigkeit der Größe der Blutmahlzeit vom Körpergewicht bei weiblichen Schaflausfliegen

Der Grund hierfür liegt darin, daß Schaflausfliegen im Gegensatz zu Tsetsefliegen nur einen rudimentären Kropf besitzen (vgl. Kap. 4.1.1.), der niemals gefüllt wird, die Aufnahmekapazität des Darmes aber durch den Uterusinhalt nicht eingeschränkt wird.

Man kann also davon ausgehen, daß weibliche M. o v i n u s ungeachtet des Entwicklungszustandes der Larve bei jeder Mahlzeit durchschnittlich 8 mg (Schafblut über das Membran-System) aufnehmen kann. Unter der weiteren Annahme, daß die Tiere während des gesamten Larvalzyklus von 8 Tagen alle 10,8 Stunden Blut saugen, ergibt sich eine Gesamtaufnahme während dieser Zeit vom 142 mg.

Ein Vergleich mit der Tsetsefliege zeigt (Tabelle 9), daß die Schaflausfliege doppelt soviel Blut zur Larvenproduktion benötigt, nämlich 15 mg gegenüber 8 mg pro Gewichtseinheit. Der Grund hierfür liegt in der wesentlich effizienteren Ausnutzung der Nahrung von Tsetsefliegen (vgl. Kap. 4.4.).

Tabelle 9: Vergleich des Nahrungsbedarfs von Tsetsefliege (nach Angaben von BURSELL et al., 1974) und Schaflausfliege zur Produktion einer Puppe

	Tsetsefliege	Schaflausfliege
Dauer des Larvalzyklus	11 Tage	8 Tage
Blutaufnahme	200 mg	141,6 mg
Gewicht der Puppe	25 mg	9,42 mg
Blut/mg Puppe	8 mg	15,03 mg

3.7.2. Schätzung des Blutverlustes von Schafen durch Schaflausfliegen-Befall

Der ökonomische Verlust für die Schafzucht, der durch Schaflausfliegen verursacht wird, wird von STEELMAN (1976) mit 0,20-0,25 US $ pro Schaf angegeben. Die jährliche wirtschaftliche Einbuße beträgt allein in den U.S.A. 9,4 Mill. US $. Allerdings würden die Kosten für eine gesetzmäßig durchgeführte Prophylaxe in derselben Größenordnung liegen.

Die effektive Schädigung der Schafe durch die Parasiten ist nicht völlig geklärt. Der verschiedentlich beschriebene Gewichtsverlust kann nicht von allen Autoren festgestellt werden (Ausführliche Darstellung bei NELSON et al., 1977). Nach GECHEVA (1972) kann bei Lämmern mit starkem Schaflausfliegen-Befall Anämie hervorgerufen werden, die sogar zum Tode führen kann. Dagegen konnten NELSON et al.,(1977)bei gleich starkem Befall keine Anämie feststellen.

Die individuelle Schädigung ist zweifellos von der Befallsstärke abhängig. Diese hängt vom Alter und Gesundheitszustand des Wirtes ab und ist außerdem jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen (EVANS 1950, MacLEOD 1948, NELSON & QUALLY, 1958). Die angegebenen maximalen Befallszahlen liegen zwischen 90 und 180 Tieren pro Schaf.

Auf der Basis der mitgeteilten Daten über Größe der Blutmahlzeit und Häufigkeit der Blutaufnahme läßt sich nun der tägliche Blutverlust für die Wirtstiere berechnen. Er liegt bei den obengenannten Befallsstärken zwischen 1,6 und 3,2 ml/Tag, ist also als sehr niedrig anzusehen.

4. Versuche zur Verdauungsphysiologie

4.1. Anatomisch histologische Grundlagen

4.1.1. Beschreibung der Verdauungsorgane

Zu den Verdauungsorganen gehören neben dem Darmtrakt die Speicheldrüsen. Diese beginnen mit zwei dorsal im vorderen Teil des Abdomens gelegenen bulbusartigen Erweiterungen (Abb. 18). Die Speichelgänge ziehen zunächst getrennt nach vorne, zeigen eine weitere bulbusartige Erweiterung im Thorax und vereinigen sich schließlich vor dem Eintritt in den Kopfbereich zu einem auf der Ventralseite gelegenen unpaaren Ausführkanal.

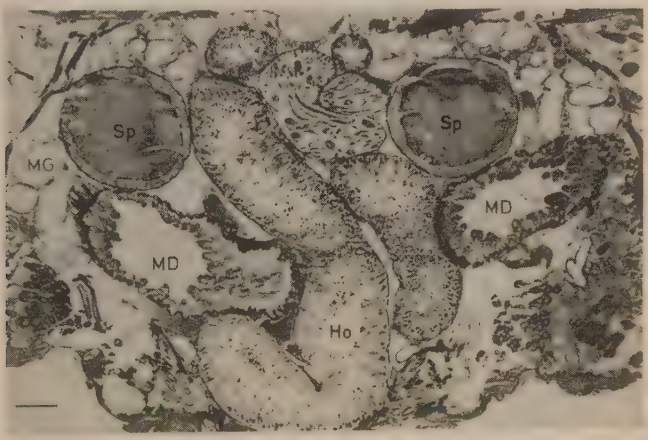


Abb. 18: Querschnitt durch die vordere Region des Abdomens mit den bulbusförmigen Anfangsteilen der Speicheldrüsen (Maßstrich: 100 µm).
Sp = Speicheldrüse, MD = Mitteldarm, Ho = Hoden
MG = Malpighisches Gefäß

Der Darm besteht wie bei allen Insekten aus Vorder-, Mittel- und Hinterdarm. Seine Lage wurde von HOARE (1923), ANIGSTEIN (1927) und ZACHARIAS (1928) beschrieben und zuletzt von BEQUAERT (1953) in seiner Monographie in Anlehnung an die genannten Autoren abgebildet. Die dort gemachten Angaben wurden in eigenen sorgfältigen Präparationen weitgehend bestätigt gefunden (Abb. 19).

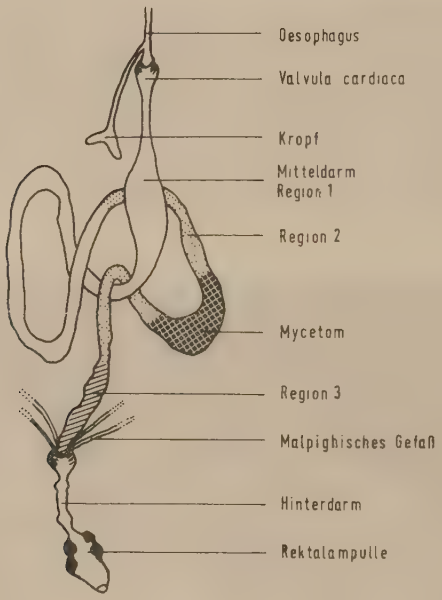


Abb. 19: Situs des Darmtraktes von M. o v i n u s

Der Vorderdarm setzt sich aus Cibarialpumpe, Pharynx und Oesophagus zusammen. Der Oesophagus reicht mit einer Einstülpung, der Valvula cardiaca, in den Mitteldarm hinein. Kurz davor zweigt auf der Ventralseite der Kropfgang ab, der in den zweilappigen rudimentären Kropf führt (Abb. 20). Der Kropf war von früheren Untersuchern (DUFOUR, 1845 und ROUBAUD, 1909) völlig übersehen und erstmals von MASSONAT (1909) entdeckt worden. Er scheint jedoch völlig funktionslos zu sein, da noch niemals Blut in ihm nachgewiesen werden konnte.

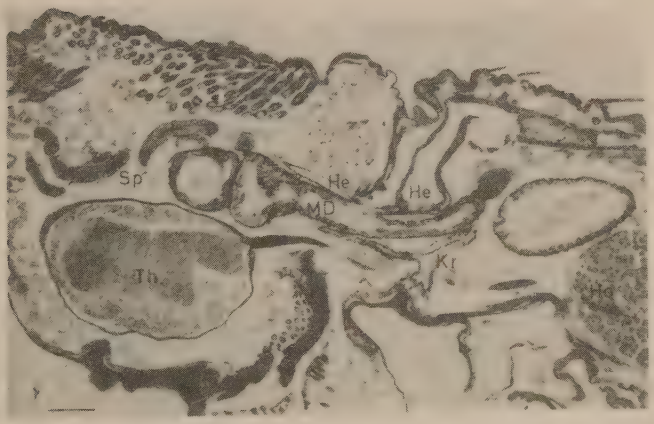


Abb. 20: Längsschnitt durch Thorax und vorderen Teil des Abdomens (Maßstrich: 100 µm)
He = Herz, Ho = Hoden, Kr = Kropf, MD = Mitteldarm,
Th = Thorakalganglion, Sp = Speicheldrüse

Im Gegensatz zu den Auffassungen früherer Autoren, die den Mitteldarm in zwei Abschnitte: Ventrikel und Duodenum unterteilten, muß er aufgrund der eigenen histologischen Untersuchungen in drei Teile untergliedert werden. Diese werden mit 1, 2 und 3 bezeichnet (Abb. 19). Teil 1 dient lediglich zur Speicherung des aufgenommenen Blutes (Abb. 21). Eine Verdauung findet hier offensichtlich nicht statt, da das Blut in diesem Darmabschnitt stets seine hellrote Färbung behält. Wahrscheinlich ist jedoch, daß dem Blut hier, ähnlich wie z.B. bei Tsetsefliegen, Wasser entzogen wird.

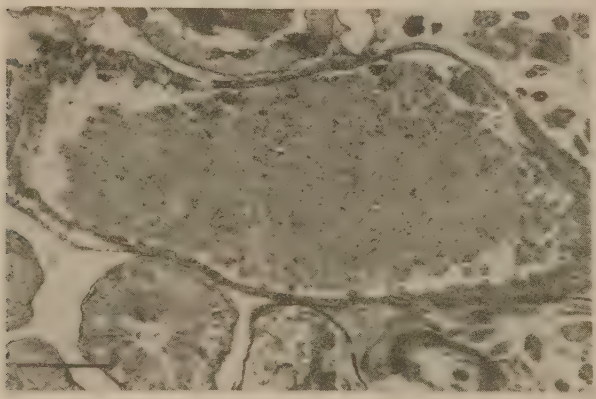


Abb. 21: Querschnitt durch Region 1 des Mitteldarmes (Maßstrich: 100 µm)

Die Verdauung selbst findet in den folgenden Abschnitten 2 und 3 statt, in deren Verlauf das Blut eine dunkle, zunächst braune, später schwarze Färbung annimmt. Abschnitt 2 (Abb. 22) ist durch starke Sekretions- und Resorptionstätigkeit charakterisiert, während in Abschnitt 3 offensichtlich nur noch Resorption von Verdauungsprodukten stattfindet.

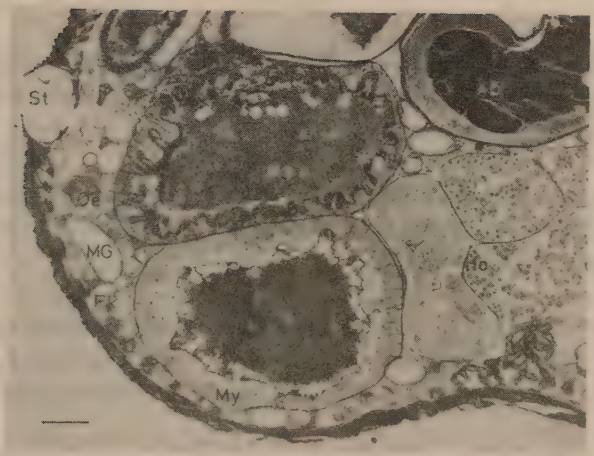


Abb. 22: Querschnitt durch Abdomen mit Anschnitt von Region 2 des Mitteldarmes und der Mycetomregion.
(Maßstrich: 100 µm)
AD = Akzessorische Drüse, Fk = Fettkörper, Ho = Hoden, MD 2 = Region 2 des Mitteldarmes, MG = Malpighisches Gefäß, My = Mycetom, Oe = Oenocyte, St = Stigma,

Insgesamt erinnert diese Funktionsgliederung des Mitteldarmes auffallend an die Verhältnisse bei Tsetsefliegen, wie sie WIGGLESWORTH (1929) zunächst lichtmikroskopisch und später BOEHRINGER-SCHWEIZER (1977) und HÜTHER (1978) elektronenmikroskopisch festgestellt haben und wie sie auch von anderen Dipteren bekannt ist (WIGGLESWORTH, 1972).

Sowohl Tsetsefliegen wie Schaflausfliegen beherbergen in einem bestimmten Abschnitt des Mitteldarmes intrazelluläre Symbionten. Während die zur Aufnahme der Symbionten spezialisierten Zellen, die Mycetocyten, bei Tsetsefliegen im vorderen Teil des Mitteldarmes liegen und keinerlei Beteiligung an der Blutverdauung erkennen lassen (HÜTHER, 1978), sind die Mycetocyten von M. o v i n u s in Abschnitt 2 des Mitteldarmes lokalisiert und besitzen

durchaus die Eigenschaften normaler Darmzellen und wirken auch an der Blutverdauung mit (Abb. 22). Hierauf wird in Abschnitt 4.1.2. näher eingegangen.

Histologisch gut von Teil 2 des Mitteldarmes zu unterscheiden, ist der dritte Teil (Abb. 23), der offenbar ausschließlich Resorptionsfunktion besitzt.

An Teil 3 des Mitteldarmes schließt sich der Hinterdarm an, in den zu Beginn die Malphighischen Gefäße einmünden, und der in einer großen mit Rektalpapillen ausgestatteten Rektalampulle endet.

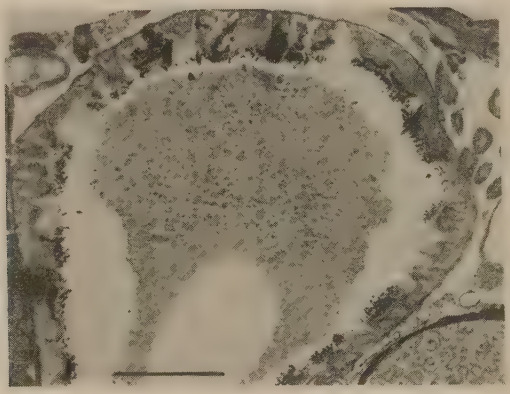


Abb. 23: Querschnitt durch Region 3 des Mitteldarmes (Maßstrich: 100 µm)

Zwei anatomische Besonderheiten sollen noch erwähnt werden, die sicher beide als Adaptation an den permanent-stationären Ektoparasitismus zu verstehen sind. In Querschnitten durch das Abdomen fallen stets dorsoventral verlaufende Muskelstränge auf, mit deren Hilfe die Tiere ihre abgeflachte Körperform zu wahren vermögen (Abb. 24). Auf die Dorsoventralmuskulatur machte bereits WEBB (1945) aufmerksam. Er sieht ihre Hauptaufgabe im Zusammenhang mit Ventilationsbewegungen des Abdomens. Es wäre sicher eine Untersuchung wert, wovon diese bei adulten Insekten wohl einmalige Ausbildung abdominaler Drosoventralmuskulatur entwicklungsgeschichtlich abzuleiten ist.

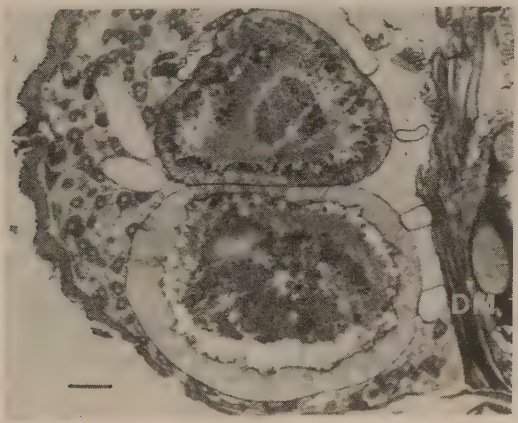


Abb. 24: Querschnitt durch Abdomen mit Dorsoventral-Muskulatur und Schnitten durch Region 2 des Mitteldarmes und das Mycetom.
(Maßstrich: 100 µm)
DM = Dorsoventral-Muskulatur

Interessant ist ferner das völlige Fehlen einer peritrophischen Membran. Ob der peritrophischen Membran bei Blutsaugern überhaupt noch eine Funktion zukommt oder ob sie als rudimentäres Organ aufzufassen ist, ist ohnehin unklar (vgl. PETERS, 1976). Zu einer völligen Reduktion der peritrophischen Membran ist es innerhalb der musciformen Dipteren aber, soweit bekannt, nur bei M. o v i n u s gekommen. Entsprechend einfach ist die Valvula cardiaca ausgestaltet, wo die zur Bildung der peritrophischen Membran spezialisierten Zellen sowie ein Preßapparat fehlen (Abb. 25).

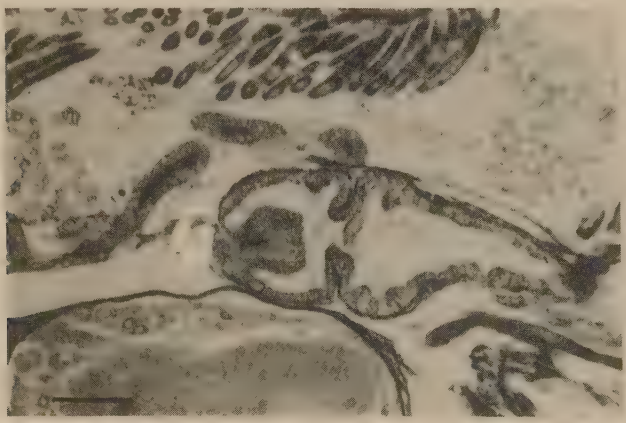


Abb. 25: Die Valvula cardiaca von M. o v i n u s (Maßstrich: 100 µm)

4.1.2. Histologische Veränderungen im Darmtrakt während der Verdauung

Mit Hilfe des Bitometers war festgestellt worden (vgl. Kap. 3.6.2.), daß Schaflausfliegen in 12 Stunden-Intervallen Nahrung aufnehmen. Da eine entsprechende Aktivitäts-Rhythmik der Darmzellen zu vermuten war, wurden Schaflausfliegen 1, 6, 12 und 24 Stunden nach Blutaufnahme fixiert und histologisch aufgearbeitet. Aufgrund der Präparationen war bereits festgestellt worden, daß Teil 1 des Mitteldarmes (Abb. 21), lediglich einer Speicherung der Nahrung dient.

Die Zellen dieses Darmbereiches sind sehr klein und im lichtmikroskopischen Präparat wenig differenziert. Veränderungen während der Verdauung ließen sich hier nicht nachweisen.

Die Zellen der 2. Region des Mitteldarmes (Abb. 26) sind im Vergleich zu denen der 1. Region sehr lang und keulenförmig und besitzen einen außerordentlich stark entwickelten Mikrovilli-Saum, woran in der Regel ein dichter Besatz mit T r y p a n o s o m a m e l o p h a g i u m zu beobachten ist. Bereits eine Stunde nach Blutaufnahme werden nach dem Typ einer apokrinen Sekretion große Plasmabereiche abgeschnürt und ins Darmlumen abgestoßen. Diese enthalten vermutlich in hohem Maße Verdauungsenzyme. Ein ähnliches Bild zeigt sich sechs Stunden nach Blutaufnahme. Im Zuge der Verdauung wird die Gestalt der Blutzellen zerstört, und es treten inselartig schwarze Hämatin-Komplexe auf. Dieser Prozeß setzt sich im Verlaufe der weiteren Verdauung fort, sodaß der Darm 24 Stunden nach Blutaufnahme nur noch eine amorphe Masse als Rest der Blutmahlzeit enthält. Der Mikrovilli-Saum ist nun mit einer Lage von Hämatin belegt, das z.T. auch in die Zellen aufgenommen wird.

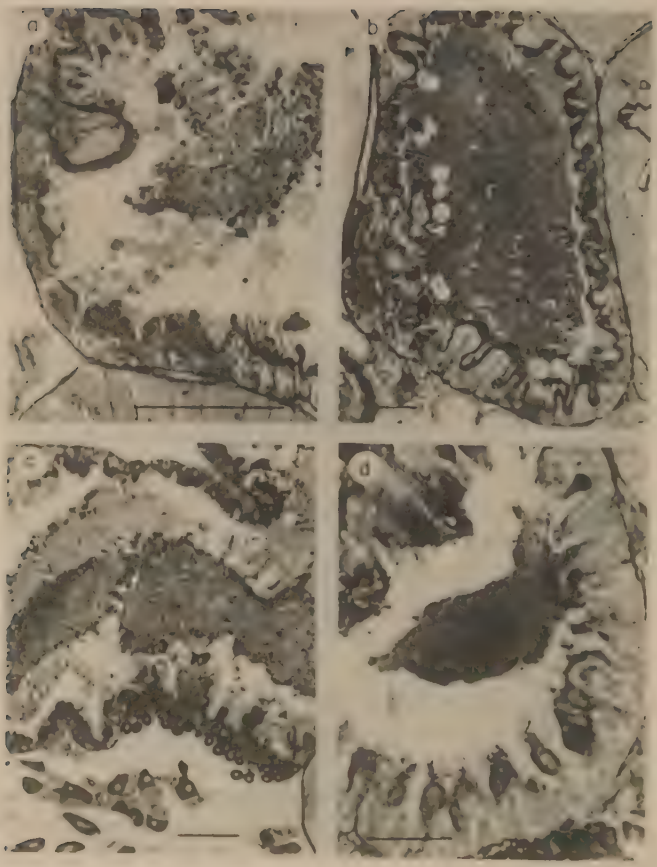


Abb. 26: Region 2 des Mitteldarmes
a) 1 Stunde, b) 6 Stunden, c) 12 Stunden und
d) 24 Stunden nach Blutaufnahme
(Maßstrich: 100 µm)

Innerhalb dieses Darmabschnittes liegt auch das Mycetom (Abb. 27). Interessanterweise beschränken sich die Mycetocyten nicht auf die Aufnahme der Symbionten. Sie haben vielmehr, im Gegensatz zu den Mycetocyten der Tsetsefliegen, ihre Eigenschaften als Darmzellen behalten und zeigen die gleichen Sekretions- und Resorptionsaktivitäten wie die benachbarten Zellen der Region 2. Insbesondere bei Fliegen, die eine bzw. sechs Stunden nach der Blutmahlzeit fixiert wurden, sind die Mycetocyten apikal um einen breiten stark vakuolisierten Plasmabereich vergrößert, der keine Symbionten enthält. Diese Erscheinung ist 12 Stunden nach Blutaufnahme infolge der apokrinen Sekretion wieder verschwunden.

Die Aufgabe des 3. Mitteldarmabschnittes (Abb. 28) scheint sich auf die Resorption von Nahrungsbestandteilen zu beschränken. Die Zellen sind sehr viel flacher als in der vorhergehenden Region, zeichnen sich aber ebenso durch den Besitz eines ausgeprägten Mikrovilli-Saumes aus. Auch hier finden sich stets Trypanosomen in großer Zahl angesiedelt.

Die festgestellten histologischen, mit der Blutverdauung einhergehenden Veränderungen im Mitteldarm, stimmen prinzipiell mit den Verhältnissen bei anderen musciformen Dipteren, insbesondere bei Tsetsefliegen überein.

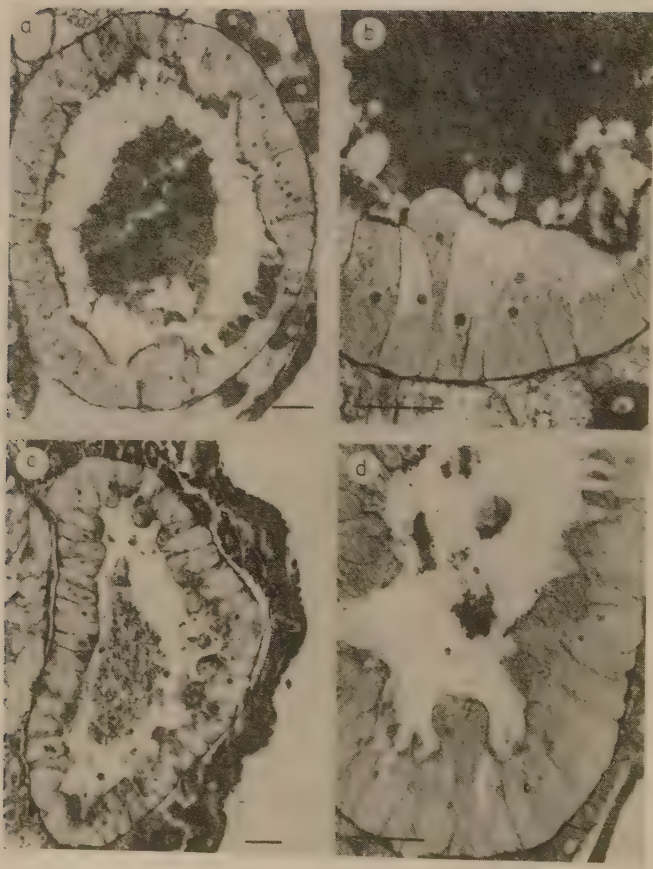


Abb. 27: Querschnitte durch das Mycetom
a) 1 Stunde, b) 6 Stunden, c) 12 Stunden und
d) 24 Stunden nach Blutaufnahme
(Maßstrich: 50 µm)

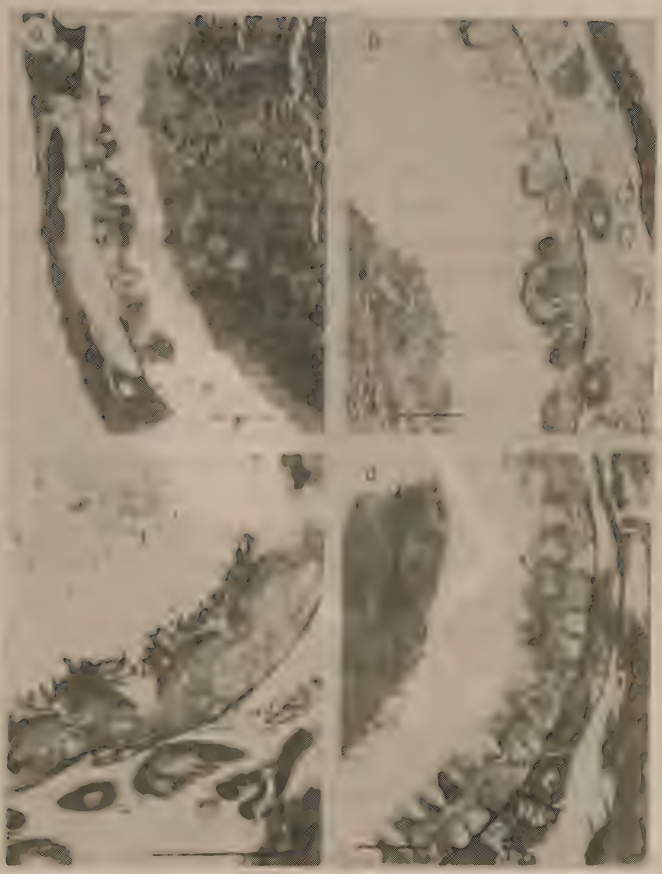


Abb. 28: Region 3 des Mitteldarmes
a) 1 Stunde, b) 6 Stunden, c) 12 Stunden und
d) 24 Stunden nach Blutaufnahme
(Maßstrich: 50 µm)

4.2. Bestimmung der Verdauungsgeschwindigkeit

Nachdem die Größe der Blutmahlzeit (3.5.) und die Häufigkeit der Mahlzeiten (3.6.2.) ermittelt waren, interessierte die Frage, welche Zeit eine Schaflausfliege benötigt, um das aufgenommene Blut zu verdauen, um daraufhin einen Zusammenhang zwischen dem Saugverhalten und den im Darm ablaufenden Verdauungsprozessen herstellen zu können. Hierzu wurden zwei verschiedene Experimente durchgeführt. Zum einen sollte die biologische Halbwertszeit eines Radioisotops festgestellt werden (4.2.1.), zum anderen die effektive Verdauungsrate durch Bestimmung der sog. Restblutmahlzeit (4.2.2.).

4.2.1. Die biologische Halbwertszeit von ^{32}P

Unter biologischer Halbwertszeit ($T_{biol.}$) wird entsprechend der physikalischen Halbwertszeit diejenige Zeit verstanden, nach welcher die Hälfte der in einen lebenden Organismus eingebrachten Substanzmenge wieder aus diesem entfernt ist. Die Ausscheidung eines Radioisotops kann auf zahlreichen Wegen erfolgen wie KLOFT & KLOFT (1978) anschaulich dargestellt haben. Quantitativ kommt der Defäkation hierbei die größte Bedeutung zu. Die biologische Halbwertszeit kann daher als Indikator für die Darmpassage der Nahrung und die Verdauungsrate angesehen werden.

In Abb. 29 sind die mittleren täglich gemessenen Impulsraten (in Prozent der sofort nach Fütterung festgestellten Radioaktivität) halblogarithmisch gegen die Zeit aufgetragen. Aus dieser graphischen Darstellung läßt sich die biologische Halbwertszeit für ^{32}P mit T_{biol} = 5,1 Tagen ablesen. Dieser Wert liegt im Bereich der von GIANNETTI (1978) bei Tsetsefliegen festgestellten T_{biol}.

Das Histogramm in Abb. 30 drückt die täglich mit dem Kot abgegebene Radioaktivität in Prozent der von den Tieren aufgenommenen Gesamtaktivität aus. Substrahiert man die mit dem Kot abgegebene Radioaktivität von der Ausgangsaktivität, so erhält man eine theoretische Restaktivität (Abb. 29).

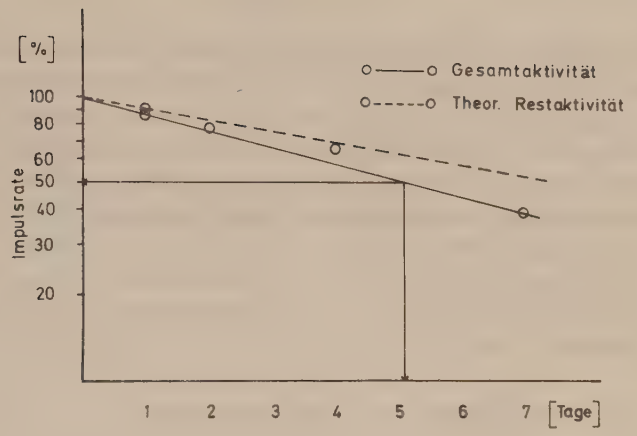


Abb. 29: Graphische Ermittlung der biologischen Halbwertszeit aufgrund der täglich gemessenen Impulsraten (in % der sofort nach Fütterung festgestellten Radioaktivität)

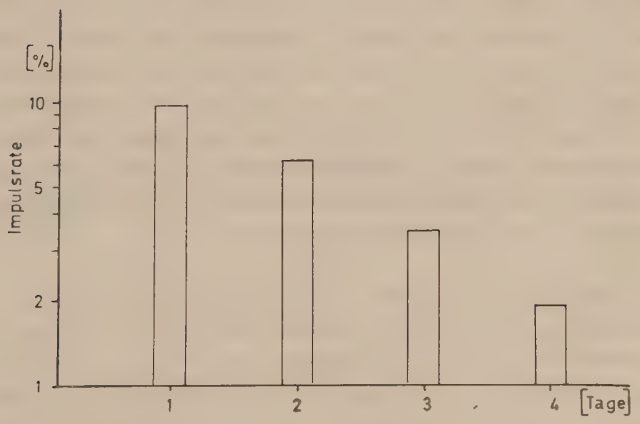


Abb. 30: Abgabe von ^{32}P mit dem Kot in % der von den Tieren aufgenommenen Gesamtaktivität

Diese Werte sind erwartungsgemäß höher als die durch Messung ermittelten Gesamtaktivitäten. Zum einen muß bei Ganztiermessungen die Absorption der ß-Strahlen durch das Gewebe berücksichtigt werden (KLOFT, 1977). Zum anderen wird ^{32}P mit Sicherheit auch mit dem Speichel, möglicherweise auch durch Regurgitation ausgeschieden. Beide Phänomene wurden durch KLOFT et al. (1976) für S t o m o x y s c a l c i t r a n s (L.) nachgewiesen. Auch Tsetsefliegen sind in der Lage unmittelbar nach Blutaufnahme unter Stressbedingungen zu regurgitieren (GIANNETTI, 1978).

4.2.2. Bestimmung der Restblutmahlzeit

Als Maß für die effektive Verdauungsrate wurde die Restblutmahlzeit bestimmt. Die Methode (2.6.) beruht darauf, daß alle blutsaugenden Arthropoden den Häm-Bestandteil des Blutes, dessen Abbau wegen des hohen Stickstoffgehaltes energetisch zu aufwendig wäre, quantitativ wieder ausscheiden. Durch die Hämatinbestimmung wird also die Restblutmahlzeit, d.h. der noch nicht verdaute Anteil des Blutes, bzw. der noch nicht an den Hinterdarm abgegebene Häm-Anteil bestimmt. Man erhält hierdurch zwar keinerlei Aufschluß über die vorhandenen Enzyme und deren Eigenschaften, jedoch ein gutes Bild vom Gesamtablauf der Blutverdauung. Die ermittelten Restblutmahlzeiten wurden zur jeweils durch Wägung festgestellten, tatsächlich aufgenommenen Blutmenge ins Verhältnis gesetzt. Die Untersuchung wurde für Rinder- und Schafblut durchgeführt.

Offensichtlich wird das Blut des adäquaten Wirtes schneller verdaut als das eines inadäquaten Wirtes. Während nämlich bei Aufnahme von Schafblut bereits nach 16,2 Stunden nur noch 50 % des Häm-Anteils (bezogen auf die tatsächlich aufgenommene Menge) im Darm vorhanden waren (Abb. 31), waren 50 % des aufgenommenen Rinderblutes erst nach 19,8 Stunden verdaut (Abb. 32).

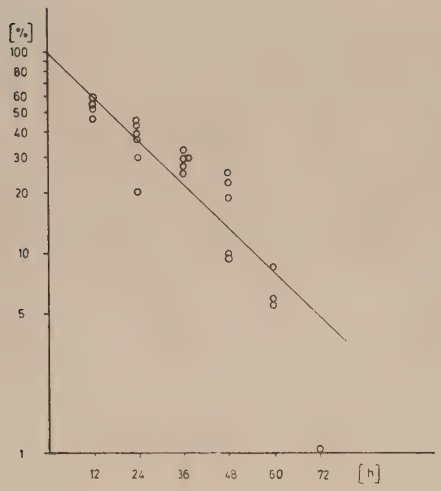


Abb. 31: Die Verdauungsrate von M. o v i n u s nach Aufnahme von Schafblut, ausgedrückt in % des noch im Mitteldarm vorhandenen Häm-Anteils

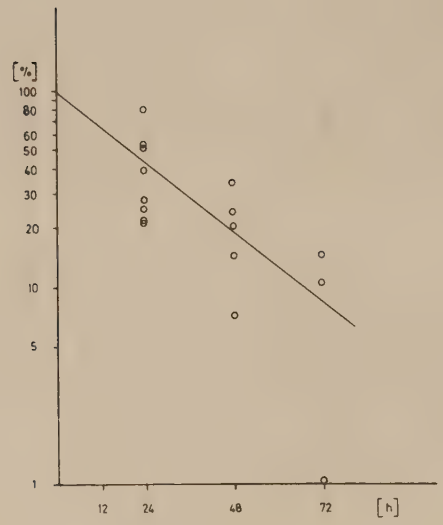


Abb. 32: Die Verdauungsrate von M. o v i n u s nach Aufnahme von Rinderblut, ausgedrückt in % des noch im Mitteldarm vorhandenen Häm-Anteiles

Der entsprechende Wert für Tsetsefliegen liegt bei 25 Stunden (BURSELL, 1966, VIEHOF, 1977). Schaflausfliegen verdauen demnach etwas schneller.

Der Transport des unverdaulichen Häms vom Mitteldarm in den Hinterdarm stellt aber einen im Vergleich zur Resorption der Nahrungsbestandteile langsamen Prozess dar. Dies geht aus einer Untersuchung von LANGLEY et al. (1975) hervor. Gewichtsbestimmungen des Mitteldarmes von Tsetsefliegen ergaben, daß bereits nach 24 Stunden nur noch 40 % der Trockengewichtsmasse einer Blutmahlzeit vorhanden sind, während die Restblutmahlzeit nach der Hämatin-Bestimmung noch 50 % ausmacht.

4.3. Der O_2-Verbrauch während der Blutverdauung

Nach Aufnahme einer Blutmahlzeit erfolgt eine Phase sehr stark erhöhten O_2-Verbrauchs (Abb. 33). Diese ist als Ausdruck einer Reihe sehr stark Energie verbrauchender Prozesse anzusehen. Hierzu gehören zum einen die Verdauung selbst, d.h. die Produktion von Verdauungsenzymen sowie die Resorption der Endprodukte der Verdauung, zum anderen aber auch die Synthese von Fett als Energiespeicher und vor allem die Stickstoffbindung durch Harnsäure-Synthese. BURSELL (1970) weist daraufhin, daß Tsetsefliegen fast die Hälfte der in einer Blutmahlzeit enthaltenen Energie allein zur Stickstoffbeseitigung benötigen.

Das Maximum des O_2-Verbrauchs wird bereits 3 Stunden nach Blutaufnahme erreicht, fällt dann aber zunächst bis etwa 6 Stunden ebenso rasch, dann langsamer auf das Niveau des Grundsauerstoffverbrauchs zurück. Dieses Niveau wurde bei den Versuchstieren nach 48 Stunden erreicht. Es ist aber zu bemerken, daß die Tiere vor Versuchsbeginn zwei Tage gehungert hatten. Der natürliche Grundsauerstoffverbrauch, d.h. von Tieren auf ihrem Wirt und bei regelmäßiger, zweimal täglicher Blutaufnahme, liegt möglicherweise etwas höher.

Für die Versuche wurden nur solche Tiere verwendet, die eine möglichst große Menge Blut aufgenommen hatte. Die Größe der Blutmahlzeit streute nur geringfügig um einen Mittelwert von 8,66 mg. Dennoch war es möglich, mit Hilfe einer Regressionsanalyse einen Zusammenhang zwischen Größe der Blutmahlzeit und dem Anstieg des O_2-Verbrauchs aufzuzeigen. Eine derartige Relation fanden RAJAGOPAL & BURSELL (1966) auch bei Tsetsefliegen.

In einer zuerst durchgeführten Versuchsserie wurde bei der Messung 12 Stunden nach Blutaufnahme ein erneuter Anstieg des O_2-Verbrauchs festgestellt. Gleichzeitig konnte bei den Tieren eine erhöhte Bewegungsaktivität beobachtet werden.

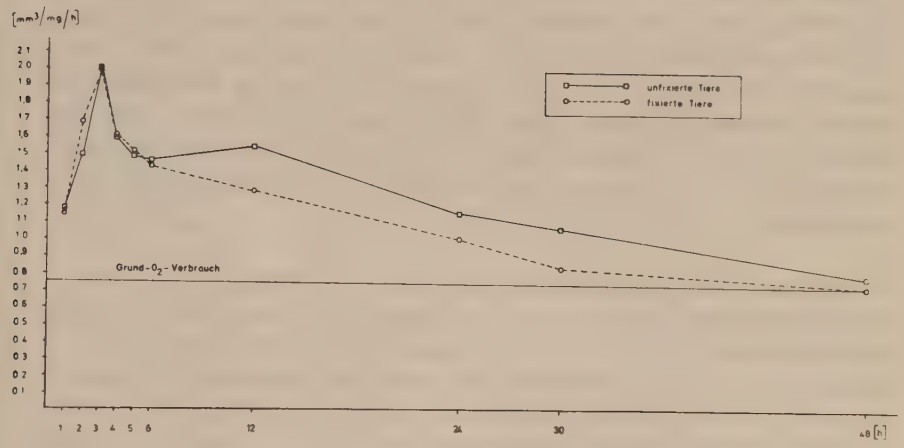


Abb. 33: Der Sauerstoffverbrauch von M. o v i n u s nach Aufnahme einer Blutmahlzeit. Angegeben ist der Grund-O_2-Verbrauch und der Anstieg des O_2-Verbrauchs nach Aufnahme einer Blutmahlzeit.

In einer weiteren Versuchsserie wurden die Tiere durch Festkleben der Beine in ihrer Bewegung gehindert. Der Anstieg des O_2-Verbrauchs blieb daraufhin aus. Um weiteren Aufschluß über Aktivitätsrhythmen zu erhalten, hätten die Messungen über den gesamten Versuchszeitraum in kürzeren Intervallen durchgeführt werden müssen. In jedem Falle kann festgehalten werden, daß der Anstieg des O_2-Verbrauchs gut mit dem durch die Bitometer-Versuche (3.6.2.) festgestellten Rhythmus der Blutaufnahme übereinstimmt.

Vergleicht man den Atmungsstoffwechsel von Tsetsefliege und Schaflausfliege (Tabelle 10), so lassen sich interessante Übereinstimmungen, aber auch Unterschiede feststellen. Der Grundsauerstoffverbrauch unterscheidet sich nur scheinbar. Bezieht man ihn auf das Resttrockengewicht, das bei Blutsaugern praktisch dem Proteingehalt entspricht (vgl. 4.4.), erhält man nahezu identische Werte: 5, 24 bzw. 5, 11 mm^3 pro Stunde und mg Resttrockengewicht.

Bei beiden Arten manifestiert sich der endogene Aktivitätsrhythmus im Anstieg des O_2-Verbrauchs. Tsetsefliegen haben einen 24-stündigen (vgl. TAYLOR, 1977), Schaflausfliegen einen halbtägigen Aktivitätsrhythmus. Bei beiden Arten kommt es nach der Blutaufnahme zu einer fast gleichmäßigen Steigerung des O_2-Verbrauchs über den Grundsauerstoffverbrauch: ca. 30 %. Berechnet man jedoch den O_2-Verbrauch pro mg aufgenommener Nahrung, stellt sich heraus, daß der O_2-Verbrauch bei der Tsetsefliege mit 24 mm^3 höher liegt als bei der Schaflausfliege mit 17,76 mm^3. Wenn aber der O_2-Verbrauch/mg Resttrockengewicht bei beiden Tieren gleich ist, der Bedarf zur Blutverdauung bei Tsetsefliegen jedoch höher ist, wird klar, warum Tsetsefliegen eine langsamere Verdauungsrate (4.2.2.) aufweisen.

Tabelle 10: Vergleich des O_2-Verbrauchs während der Blutverdauung von Tsetsefliegen (nach Angaben von RAJAGOPAL & BURSELL, 1966) und Schaflausfliegen

O_2-Verbrauch	Tsetsefliege	Schaflausfliege
pro Individuum	21,90 mm^3/h	7,9 mm^3/h
pro mg Körpergewicht	1,48 mm^3/h	0,78 mm^3/h
pro mg Resttrockengewicht	5,24 mm^3/h	5,11 mm^3/h
Anstieg während der Verdauung	30 %	28,8 %
pro mg verdauten Blutes	24 mm^3	17,76 mm^3

4.4. Verwertung der Nahrung

Die aufgenommene Nahrung dient zum einen zur Deckung des Energiebedarfs zur Aufrechterhaltung des Unterhaltungsstoffwechsels. Zum anderen besteht ein Materialbedarf für die verschiedensten Baustoffwechselprozesse. Hierbei handelt es sich bei Schaflausfliegen um ein Körperwachstum nach dem Schlupf aus der Puppe sowie im weiblichen Geschlecht zusätzlich um die Bereitstellung des Nährsekrets für die heranwachsende Larve. Der noch verbleibende Rest der Nahrung kann schließlich als Reserve, z.B. in Form von Fett, gespeichert werden.

Bei diesen Überlegungen muß berücksichtigt werden, daß Blut eine außerordentlich energiearme und einseitige Diät darstellt. Es besteht zu 79 % aus Wasser. Den überwiegenden Teil der Festbestandteile (91 %) stellen Proteine und Proteinderivate dar.

Zur Beseitigung überschüssigen Stickstoffes muß, wie bereits unter 4.3. erwähnt, fast die Hälfte der in einer Blutmahlzeit enthaltenen Energie aufgewandt werden, wobei die zwei N enthaltenden Aminosäuren Histidin und Arginin sowie das Hämatin ohnehin nicht abgebaut, sondern qualitativ wieder ausgeschieden werden.

Wie BURSELL et al. (1974) anschaulich am Beispiel der Tsetsefliege darlegten, muß der große Anteil an Stickstoff im Interesse der Wasserkonservierung in Form von Harnsäure beseitigt werden. Die hauptsächlichen Vorstufen der Harnsäure, nämlich Glycin sowie die 3C-Aminosäuren Serin und Alanin, wären aber zugleich potentielle Lieferanten für die Gluconeogenese.Die übrigen Aminosäuren werden zu 2 C-bzw. 4 C-Restkörpern abgebaut. Ihre Umwandlung in 3 C-Karbonsäuren wäre aber energetisch sehr aufwendig. Sie können jedoch einfach in den Zitronenzyklus eingeschleust werden und über das Acetyl-CoA zur Fettsynthese verwandt werden. Es ist daher zu erwarten, daß Blutsauger Energie eher in Form von Fett als in Form von Kohlenhydraten speichern.

Diese Annahme wurde für Tsetsefliegen auch bereits voll bestätigt.

Um Aufschluß über die Verwertung der Nahrung durch M. o v i n u s zu erhalten, wurden folgende Parameter in Abhängigkeit vom Alter der Tiere untersucht: Körpergewicht, Trockengewicht, Resttrockengewicht und Fettgehalt (2.8.1. - 2.8.2.). Um die Komplikationen, die mit der Viviparie verbunden sind, auszuschalten, wurde wieder ausschließlich mit männlichen Tieren gearbeitet. Die Befunde sind in Abb. 34 a-d graphisch zusammengefaßt.

Das Körpergewicht erfährt während der ersten drei Lebenswochen eine Verdoppelung (Abb. 34 a), bleibt dann kurze Zeit konstant und nimmt schließlich wieder ab, je älter die Tiere werden.

Diese Veränderungen werden noch deutlicher, wenn man die Trockengewichtswerte (Abb. 34 b) betrachtet. Das Trockengewicht nimmt während der ersten 21 Lebenstage um das 2 1/2 fache zu, also in stärkerem Maße als das Körpergewicht. Entsprechend sinkt während dieser Zeit der Wassergehalt von 78,6 % auf 71,3 %.

Das Trockengewicht wurde nun in zwei Komponenten geteilt, das Resttrockengewicht (Abb. 34 c), das alle nicht fettlöslichen Bestandteile beinhaltet und das Fettgewicht (Abb. 34 d). Es zeigt sich hierbei, daß die Fettbestandteile in weitaus höherem Maße zunehmen als das Resttrockengewicht und nach dem 21. Tage wieder abnehmen.

Es war nun zu prüfen, ob sich der Resttrockenanteil im wesentlichen aus Proteinen zusammensetzt oder auch Glykogen enthält.

Quantitative Glykogenbestimmungen (2.8.3.) ergaben sehr niedrige Werte, durchschnittlich 4 µg/mg Trockengewicht (n = 25). In Tabelle 11 wird der Glykogengehalt von M. o v i n u s mit den entsprechenden Werten von G. m. m o r s i t a n s und C h r. p u t o r i a nach Angaben von D'COSTA et al. (1973) verglichen.

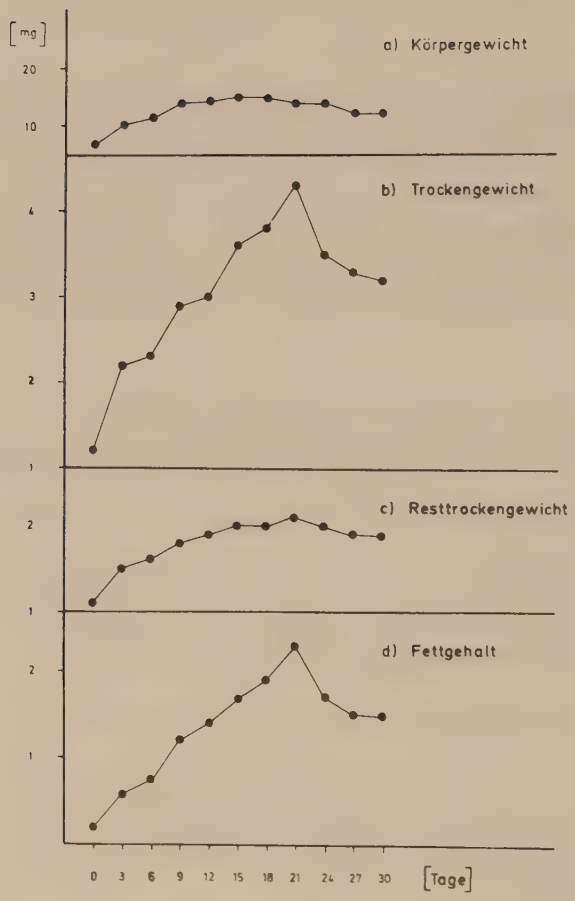


Abb. 34: Die Veränderung von a) Körpergewicht, b) Trockengewicht, c) Resttrockengewicht und d) Fettgehalt männlicher Schaflausfliegen in Abhängigkeit vom Alter

Hieraus geht hervor, daß die Thoraxmuskulatur von C h r. p u t o r i a 22 mal soviel Glykogen enthält wie von adulten G. m. m o r s i t a n s. NORDEN & PATERSON (1969) stellten fest, daß S a r c o p h a g a sogar 3000 mal mehr Glykogen enthält als G l o s s i n a.

Aus dem niedrigen Glykogengehalt von M. o v i n u s ist also zu schließen, daß Schaflausfliegen ebenso wie Tsetsefliegen Energie in Form von Fett speichern und daß es sich beim Resttrockengewicht dementsprechend hauptsächlich um Proteine handeln muß.

Tabelle 11: Der Glykogengehalt männlicher Tiere von M. o v i n u s im Vergleich zu G l o s s i n a m. m o r s i t a n s und C h r y s o m y i a p u t o r i a (nach Angaben von D'COSTA et al. 1973).

Art	Glykogengehalt µg/mg Trockensubstanz
M. o v i n u s (ganze Tiere)	
adult	4
G. m. m o r s i t a n s (Thoraxmuskulatur)	
teneral	4
adult	6
C h r. p u t o r i a (Thoraxmuskulatur)	
adult	132

Die Zunahme des Resttrockengewichtes muß also mit dem Körperwachstum gleichzusetzen sein. Somatisches Wachstum im Adultstadium scheint bei Dipteren allgemein verbreitet (z.B. GREGORY et al., 1968). Besonders gut in dieser Beziehung ist die Reifung der Flugmuskulatur von Tsetsefliegen untersucht (z.B. BURSELL, 1961, LANGLEY, 1970, HARGROVE, 1975).

Wie später gezeigt werden wird (Kap. 6), besitzen die flugunfähigen Schaflausfliegen nur rudimentäre Anlagen von Flugmuskulatur. Es wundert daher nicht, daß das Resttrockengewicht von Schaflausfliegen insgesamt weitaus weniger zunimmt als das von flugtüchtigen Dipteren, etwa Tsetsefliegen.

Schließlich bleibt noch die Änderung des Fettgehaltes zu betrachten. Während der ersten drei Lebenswochen ist ein kontinuierlicher und stetiger Anstieg zu verzeichnen, danach ein allmählicher Rückgang (Abb. 34 d). Die Veränderungen des Fettgehaltes unterscheiden sich in verschiedenen Punkten von denen bei Tsetsefliegen.

Ein Unterschied liegt darin, daß die Fettablagerung bei Schaflausfliegen gleich nach dem Schlupf aus der Puppe beginnt, während sie bei Tsetsefliegen erst nach zwei Hungerzyklen (= 6 Tagen) einsetzt (JACKSON, 1953). Dies liegt daran, daß Tsetsefliegen die ersten beiden Blutmahlzeiten vollständig zur Reifung der Flugmuskulatur benötigen. Diese sind überdies, wegen der unausgereiften Flugmuskulatur aus ballistischen Gründen kleiner als die Blutmahlzeiten älterer Tiere. Erst nach Abschluß des somatischen Wachstums bleiben Überschüsse, die in Form von Fett als Reserve gespeichert werden können.

Ein zweiter auffälliger Unterschied besteht darin, daß Tsetsefliegen in der Lage sind, wesentlich mehr Energiereserven aus dem aufgenommenen Blut zu gewinnen als Schaflausfliegen. Während Tsetsefliegen unter Laborbedingungen zur Synthese von 1 mg Fett 50 mg Blut als Ausgangsmaterial heranziehen (nach Daten von LANGLEY & PIMLEY, 1979), benötigen Schaflausfliegen für die gleiche Menge 100 mg.

Bei beiden Fliegenarten kommt es nach Erreichen des Maximums zu einer Abnahme des Fettdepots, bei der Schaflausfliege etwas schneller als bei der Tsetsefliege. Die Gründe hierfür sind unbekannt. Es handelt sich möglicherweise um einen Alterungsprozess, der in einer allgemeinen Verlangsamung des Stoffwechsels

in Erscheinung tritt. Vielleicht wird auch nur die Blutaufnahme geringer, sodaß die gespeicherten Reserven in verstärktem Maße verbraucht werden müssen.

4.5. O_2-Verbrauch und RQ während der Metamorphose

Während der Metamorphose folgt der Sauerstoffverbrauch in der für Insekten typischen Weise einer U-förmig verlaufenden Kurve (Abb. 35). Er steht auch in Übereinstimmung mit den von RAJAGOPAL & BURSELL (1965) und LANGLEY (1971) vorgelegten Befunden von Tsetsefliegen.

Aus Abb. 36 ist die mit der Metamorphose einhergehende Gewichtsabnahme der Puppen zu ersehen. Insgesamt nehmen die Puppen durchschnittlich 2,1 mg an Gewicht ab. Es ist auffällig, daß die Tiere in den ersten acht Tagen besonders stark Gewicht verlieren (1,7 mg). Danach bleibt das Gewicht zunächst über einen längeren Zeitraum konstant, um erst gegen Ende der Metamorphose geringfügig (um 0,4 mg) weiter abzunehmen. Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei Tsetsefliegen vor (VAN DER VLOEDT, 1970). Nach anfänglich starker Gewichtsabnahme tritt auch hier ab dem 10. Tag eine Phase der Gewichtskonstanz ein.

Aus den Bestimmungen des Fettgehaltes gerade verpuppter Tiere sowie frisch geschlüpfter Fliegen ergibt sich, daß im Verlaufe der Metamorphose insgesamt 1,15 mg Fett verbraucht werden, bzw. 0,43 mg pro mg Trockengewicht der Puppen. Um 1,15 mg Fett zu verbrennen, verbraucht eine Puppe von M. o v i n u s 1423 mm^3 Sauerstoff. Für 1 mg Fett ergibt sich somit ein O_2-Äquivalent von 1237 mm^3.

Die Befunde zum Atmungsstoffwechsel der Puppen von M. o v i n u s werden in Tabelle 12 mit den von Tsetsefliegen-Puppen bekannten Werten verglichen. Es fällt zunächst auf, daß die Puppen der Schaflausfliegen einen nahezu doppelt so hohen O_2-Verbrauch haben wie die Puppen von Tsetsefliegen. Man muß aber bedenken, daß die Puppen von Schaflausfliegen um mehr als die Hälfte kleiner sind als die von Tsetsefliegen.

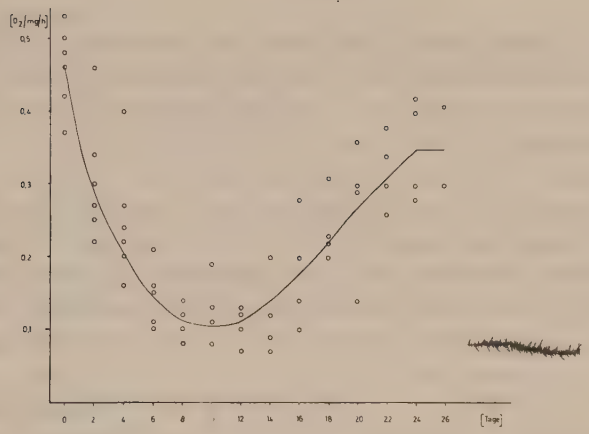


Abb. 35: O_2-Verbrauch von M. o v i n u s - Puppen

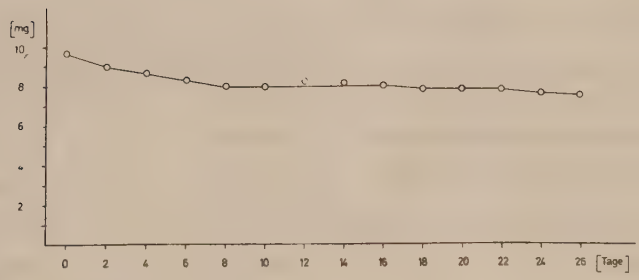


Abb. 36: Gewichtsänderung von M. o v i n u s während der Metamorphose

Der effektive O_2-Verbrauch der Puppen pro Gewichts- und Zeiteinheit ist bei der Schaflausfliege nur etwas geringer als bei der Tsetsefliege, verhält sich also ähnlich wie bei den Imagines bereits festgestellt (vgl. Kap. 4.3., Tabelle 10).

Das O_2-Äquivalent für die Verbrennung von 1 mg Fett ist dagegen bei Tsetsefliegen fast doppelt so hoch wie bei Schaflausfliegen. Daraus läßt sich ableiten, daß Tsetsefliegen die vorhandenen Energiereserven offensichtlich besser ausnutzen können als Schaflausfliegen (hierauf wird in Kap. 4.6. näher eingegangen).

Zugleich wird verständlich, warum Tsetsefliegen während der Metamorphose wesentlich weniger Fettreserven pro Gewichtseinheit benötigen als Schaflausfliegen.

Tabelle 12: Vergleich des Gesamt-O_2- und Fettverbrauchs der Puppen von Tsetsefliegen (nach Angaben von LANGLEY, 1971) und Schaflausfliegen.

	Tsetsefliege	Schaflausfliege
O_2-Verbrauch pro Individuum	4200 mm^3	1423 mm^3
O_2-Verbrauch/mg Körpergewicht	168 mm^3	151 mm^3
Fettverbrauch pro Individuum	1,82 mg	1,15 mg
Fettverbrauch/mg Trockengewicht	0,21 mg	0,43 mg
O_2-Äquivalent für 1 mg Fett	2370 mm^3	1237 mm^3

Um möglicherweise weitere Aufschlüsse über die während der Metamorphose ablaufenden physiologischen Prozesse zu erhalten, wurde auch der respiratorische Quotient (RQ) bestimmt (2.7.1.). Er liegt im Bereich zwischen ca. 0,6 und 0,8 (Abb. 37). Er ist am höchsten um den 10. - 12. Tag, fällt also mit der Phase des geringsten Sauerstoffverbrauchs zusammen. Ähnliche Verhältnisse liegen bei Tsetsefliegen vor (LANGLEY, 1971), allerdings erreicht der RQ z.B. bei G. m o r s i t a n s Werte über 0,9.

Der RQ-Wert repräsentiert lediglich die Summe vielschichtiger Stoffwechselwege, gibt jedoch keinen Aufschluß über die anteilmäßige Vertretung der einzelnen Wege. Die festgestellten RQ-Werte um 0,7 können jedoch zweifellos als Ausdruck des in starkem Maße fettabhängigen Stoffwechsels der Schaflausfliege angesehen werden. Eine weitere Interpretation ist ohne die Kenntnis anderer pyhsiologischer Parameter nicht möglich. Bei den intensiver untersuchten Tsetsefliegen ist bekannt, daß während der Phase des niedrigsten Sauerstoffverbrauches zwischen dem 5. und 15. Tage kein Fett verbraucht wird (D'COSTA & RUTESASIRA, 1973). Während dieser Phase werden offensichtlich Kohlenhydrate verbrannt, die zu den gleichzeitig zu beobachtenden erhöhten RQ-Werten führen.

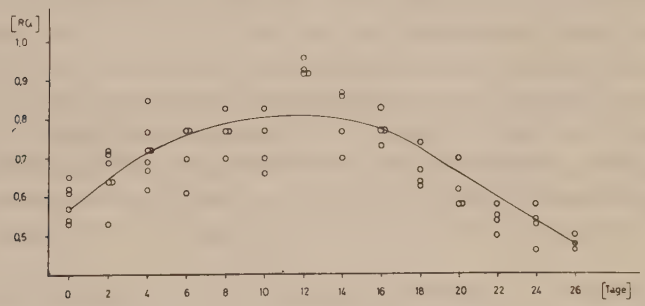


Abb. 37: Der Respiratorische Quotient von M. o v i n u s während der Metamorphose

4.6. Energiebilanz

Aufgrund der in den vorliegenden Kapiteln vorgelegten Daten zur Physiologie, ist es nun möglich, eine Energiebilanz für M. o v i n u s zu erstellen und diese mit der von Tsetsefliegen zu vergleichen. H i p p o b o s c i d a e und G l o s s i n i d a e gehören der Familiengruppe P u p i p a r a an. Beide Familien ernähren sich ausschließlich von Wirbeltierblut und sind durch die hochentwickelte Viviparie sogar zu permanenten Blutsaugern geworden. Ein unterschiedlicher Energie- und Nahrungsbedarf beruht jedoch darauf, daß Tsetsefliegen die für Dipteren typische Flugtüchtigkeit weitgehend bewahrt haben, während sie bei Hippobosciden artspezifisch in verschiedenem Maße zurückgebildet ist und im Extremfall der Schaflausfliege sogar völlig verloren gegangen ist. Tsetsefliegen nehmen in dieser Beziehung auch im Vergleich zu allen anderen permanent blutsaugenden Insekten (A n o p l u r a, C i m i c i d a e, T r i a t o m i d a e) eine Sonderstellung ein. Die einmalige Kombination von ausschließlicher Ernährung mit Blut und sehr guter Flugtüchtigkeit erfordert eine außerordentlich hohe Ausnutzungsfähigkeit des verhältnismäßig energiearmen Blutes.

Der höhere Ausnutzungsgrad im Vergleich zur Schaflausfliege ist bereits in mehreren Punkten dargelegt worden, die in Tabelle 13 noch einmal zusammengefaßt sind.

Schaflausfliegen benötigen doppelt soviel Blut zur Produktion der Puppe und doppelt soviel Blut, um eine Einheit Fett zu synthetisieren wie Tsetsefliegen unter Laborbedingungen.

Der Fettverbrauch während der Metamorphose liegt bei Schaflausfliegen doppelt so hoch wie bei Tsetsefliegen. Entsprechend erhöht ist der während der Larvalentwicklung angelegte Fettvorrat, was wiederum in dem bereits erwähnten, erhöhten Nahrungsbedarf während des Larvalzyklus seinen Niederschlag findet. Die gleiche Relation trifft für das O_2-Äquivalent für Fett zu.

Tabelle 13: Vergleich verschiedener Parameter zum Ausnutzungsgrad der Nahrung von Tsetsefliege und Schaflausfliege

	Tsetsefliege	Schaflausfliege
benötigte Blutmenge zur Produktion von 1 mg Puppe	8 mg	15,03 mg
benötigte Blutmenge zur Synthese von 1 mg Fett	50 mg	100 mg
Fettverbrauch während der Metamorphose/mg Trockengewicht	0,21 mg	0,43 mg
O_2-Äquivalent für 1 mg Fett	2370 mm^3	1273 mm^3

Insbesondere durch die Arbeiten von BURSELL (ausführliche zusammenfassende Darstellung bei BURSELL et al., 1974) wurde gezeigt, daß Tsetsefliegen über den Weg der partiellen Oxidation von Prolin einen außerordentlich ökonomischen Weg zur Energiegewinnung entwickelt haben. Die partielle Oxidation erbringt 0,52 mol ATP/g Prolin, während die totale Oxidation nur etwa die Hälfte, nämlich 0,28 mol ATP/g liefert.

Wie MC CABE & BURSELL (1975) außerdem zeigten, erfolgt die Mobilisierung der Fettreserven obligat über die Konvertierung zu Prolin.

In einer vergleichenden Untersuchung stellt BURSELL (1975) fest, daß dieser Stoffwechselweg in verschiedenem Maße bei fakultativ und obligat blutsaugenden Dipteren verwirklicht ist. Für diesen Vergleich zieht er den Quotienten des Sauerstoffverbrauches bei Prolin- und bei Pyruvatverbrennung heran:

$$\log. O_2\text{-Verbrauch} \frac{\text{Prolin}}{\text{Pyruvat}}$$

Der logarithmisierte Index hat gegenüber absoluten Werten den Vorteil, daß er durch methodisch bedingte Unterschiede (z.B. verschiedene Vorbehandlung des Untersuchungsmaterials), relativ wenig beeinflußt wird.

Aus Abb. 38 ist ersichtlich, daß es unter den blutsaugenden Dipteren drei Gruppen gibt, die sich in Bezug auf den oxidativen Stoffwechsel deutlich unterscheiden.

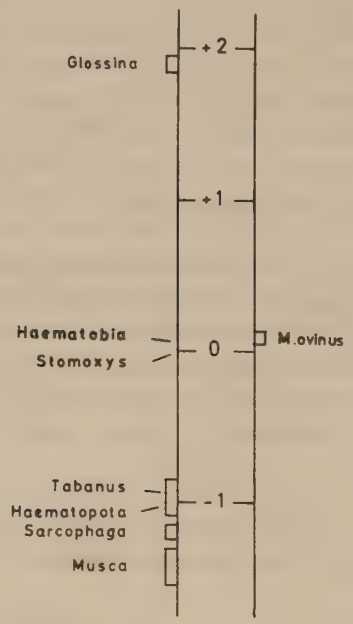


Abb. 38: Die Fähigkeit von M. o v i n u s zur Oxidation von Pyruvat und Prolin, ausgedrückt als log. O_2-Verbrauch $\frac{\text{Prolin}}{\text{Pyruvat}}$ im Vergleich zu anderen Dipteren (nach Angaben von BURSELL, 1975).

Gruppe 1 stellen die Tsetsefliegen dar, die mit einem Index von nahezu + 2 Prolin weitaus schneller verbrennen können als Pyruvat. Zu Gruppe 2, deren Index um 0 liegt, gehören in beiden Geschlechtern fakultativ blutsaugende Fliegenarten, z.B. S t o m o x y s und H a e m a t o b i a, die Pyruvat und Prolin in gleichem Maße oxidieren.

Gruppe 3 oxidiert umgekehrt wie Gruppe 1 Pyruvat wesentlich schneller als Prolin: Index: -1. Hierzu gehören einerseits Arten, die überhaupt keine Blutsauger sind, wie z.B. M u s c a und S a r c o p h a g a, andererseits solche blutsaugende Fliegen, wie T a b a n u s und H a e m a t o p o t a, bei denen nur die Weibchen auf eine Blutmahlzeit angewiesen sind, um die für die Eireifung nötigen Proteinmengen zu erhalten. BURSELL (1979) sieht hierin eine Relation zwischen der Ernährungsweise und der Art der Energiegewinnung. Je mehr die Tiere von Blut als Nahrung abhängig sind, desto mehr ist ihr Stoffwechsel auf die Prolin-Oxidation eingestellt. Das Extrem in dieser Entwicklungsreihe stellen die Tsetsefliegen dar, die nur noch über die Prolin-Oxidation genügend Energie gewinnen können.

Angesichts des verschiedenen Ausnutzungsgrades der Nahrung von Tsetsefliegen und Schaflausfliegen, wie ihn Tabelle 12 wiederspiegelt, lag die Vermutung nahe, daß die Schaflausfliegen nicht oder nur bedingt zur partiellen Oxidation von Prolin in der Lage sind. Um diese Vermutung experimentell zu untermauern, wurde der O_2-Verbrauch von Muskelhomogenaten von M. o v i n u s sowohl bei Angebot von Pyruvat wie auch von Prolin bestimmt (vgl. 2.7.2.). Die Versuche ergaben einen Index

$$\log \frac{O_2\text{-Verbrauch}\ \text{Prolin}}{\text{Pyruvat}} = 0{,}093 \pm 0{,}012.$$

M e l o p h a g u s gehört demnach mit S t o m o x y s und H a e m a t o b i a zur Fliegengruppe 2, deren Stoffwechsel nur teilweise an die einseitige Ernährung mit Blut angepaßt ist.

Die oben ausgesprochene Vermutung findet also ihre Bestätigung und liefert die Erklärung für den im Vergleich zu Tsetsefliegen geringeren Ausnutzungsgrad der Nahrung.

Die Frage bleibt offen, ob M e l o p h a g u s infolge des Verlustes der Flugfähigkeit und des dadurch bedingten geringeren Energiebedarfes eine entsprechende physiologische Adaptation wieder verloren hat, oder ob alle, auch die flugfähigen Hippobosciden, dieser Stufe der Adaptation angehören.

Zur Klärung dieser Frage wurde ein Flugversuch mit H i p p o b o s c a e q u i n a durchgeführt. Hierbei wurde einer Fliege ein Faden auf den Thorax geklebt, sodaß sie durch Abheben von der Unterlage zum Fliegen gezwungen werden konnte. Es stellte sich heraus, daß H. e q u i n a außerordentlich schlecht zum Fliegen zu bewegen ist. Auf diese Tatsache, die auch für die übrigen Hippobosciden zuzutreffen scheint, ist in der Literatur mehrfach hingewiesen worden. Obwohl gerade H. e q u i n a mit kräftigen Flügeln ausgestattet ist, fliegt sie meist nur 1/2 - 1 m oder weniger (BEQUAERT, 1953, sowie eigene Beobachtungen).

Eine dünnschichtchromatographische Auftrennung (2.8.4.) der Aminosäuren der Thoraxmuskulatur von einer geflogenen wie einer nicht geflogenen H. e q u i n a ließ keinen Prolin-Verbrauch erkennen. Leider standen zu wenig Tiere zur Verfügung, um diese Frage endgültig zu klären. Es scheint aber sehr wahrscheinlich, daß alle Hippobosciden der Gruppe 2, im Sinne BURSELL's angehören.

4.7. Zur Frage der Resorption unverdauter Proteine

Im Zusammenhang mit Untersuchungen über die Wirkung von Wirbeltier-Antikörpern auf Insekten (z.B. SCHLEIN & LEWIS, 1976, NOGGE, 1978) gewann die Frage Interesse, wieweit Insekten in der Lage sind, Proteine unverdaut aus dem Darmlumen zur resorbieren. Befunde hierzu liegen z.B. von Larven von *Hypoderma bovis* (De Geer) vor (NOGGE, 1971), sowie von verschiedenen imaginalen Dipteren wie *Sarcophaga falculata* Pand. (SCHLEIN et al., 1976) und Tsetsefliegen (NOGGE & GIANNETTI, 1979a, b). Es war daher naheliegend, dieser Frage auch bei *M. ovinus* nachzugehen.

Zunächst wurden die Proteine der Hämolymphe von *M. ovinus* mit einer Zelluloseacetat-Elektrophorese aufgetrennt (2.9.). Hierbei konnten 4 Proteinfraktionen festgestellt werden. Zwei von ihnen sind offensichtlich mit der Albumin- bzw. ß-Globulin-Fraktion des Serums (Abb. 39) kongruent. Um weiteren Aufschluß über die Natur dieser beiden Fraktionen zu erhalten, wurde eine Immunelektrophorese mit Hämolymphe gegen polyvalentes Serum durchgeführt (2.9.).

Auch hierbei traten zwei Fraktionen hervor, die immunologisch mit Serumfraktionen identisch sind (Abb. 40). Eine davon ist mit Sicherheit Albumin. Bei der anderen handelt es sich vermutlich um IgG. Da die Interpretation einer Immunelektrophorese sehr schwierig ist, wurde zur Sicherheit noch eine Radialdiffusion mit monovalentem IgG durchgeführt, welche positiv ausfiel. IgG gehört zum überwiegenden Teil der ß-Globulinfraktion an. Die immunologischen Verfahren bestätigen also die Deutung der elektrophoretischen Befunde.

Da Schaflausfliegen keine peritrophische Membran besitzen, (vgl. Kap. 4.1.1.) die als mechanische Schranke die Passage großer Moleküle von vorneherein verhindern könnte, ist es nicht verwunderlich, daß Moleküle dieser Größenordnung (MG von IgG = 150.000) resorbiert werden können.

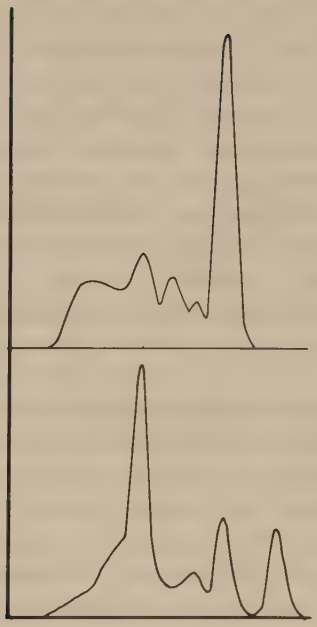


Abb. 39: Elektropherogramm von Humanserum (oben) und Hämolymphe von M. o v i n u s (unten).

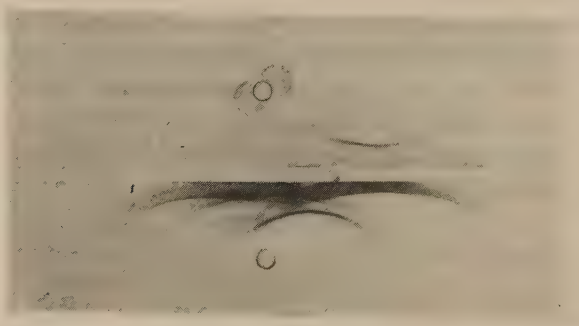


Abb. 40: Immunelektrophorese von Hämolymphe von M. o v i n u s (oben) und Humanserum (unten) gegen polyvalentes Anti-Humanserum.

Die Tatsache, daß IgG die Darmschranke passiert, verdient aber auch aus einem anderen Grunde Beachtung. NELSON et al. (1977) diskutieren die mögliche Beteiligung von Antikörpern bei der seit langem bekannten Resistenzentwicklung von Schafen gegen M. o v i n u s. Die hier mitgeteilten Befunde lassen diese Möglichkeit wahrscheinlich erscheinen.

5. Versuche zur Züchtung von M. o v i n u s mit Hilfe des Membran-Fütterungssystems.

Alle Hippobosciden zeichnen sich durch eine hohe Wirtsspezifität aus. Es gelang jedoch, H i p p o b o s c a e q u i n a im Labor am Meerschweinchen zu züchten (HAFEZ et al., 1977). Einen Versuch, die Tauben-Lausfliege P s e u d o l y n c h i a c a n a r i e n s i s , Bigot. über eine Membran (Taubenhaut) mit Taubenblut zu füttern, schlug fehl (PROUTY & COATNEY, 1934). Keine Fliege überlebte 117 Stunden, einen Zeitraum, den die Tiere auch ohne Angebot von Blut überlebten. TETLEY (1958) beobachtete gelegentlich zufälligen Befall von Schäferhunden und Kaninchen mit M. o v i n u s. Diese überlebten aber stets nur kurze Zeit auf diesen Fehlwirten. Derselbe Autor gibt an, daß eine weibliche Schaflausfliege am Menschen 14 Tage am Leben blieb, Blut aufnahm und auch eine Puppe produzierte, aus der aber keine Imago schlüpfte.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde erstmals versucht, Schaflausfliegen unabhängig von ihrem Wirt zu züchten und über ein Membran-System zu füttern. Haltung (2.1.3.) und Fütterungsmethode (2.1.4.) wurden in Anlehnung an die bei der Zucht von Tsetsefliegen üblichen Methoden entwickelt. Zur Etablierung der Kolonien wurden nur jeweils frisch im Labor geschlüpfte Tiere verwendet. Es ist jedoch erwähnenswert, daß ältere, vom Schaf gesammelte und dort adaptierte Imagines unter gleichen Zuchtbedingungen nie länger als zwei Wochen überlebten. Die Zuchtversuche wurden mit Rinderblut, Schafblut und Schafblut + 10^{-3}M ATP durchgeführt, und die Zuchterfolge mit den entsprechenden Daten von auf dem Schaf lebenden Tieren verglichen.

In Anlehnung an die in Tsetsefliegen-Kolonien heute üblichen Qualitätskontrollen (JORDAN & CURTIS , 1972) wurden Mortalität und Reproduktionsrate der Fliegen sowie das Gewicht der produzierten Puppen registriert. Die Mortalität wird in Prozent überlebender Weibchen ausgedrückt. Als Maß für die Reproduktivität der Fliegen wird die Anzahl der pro überlebendem Weibchen und

Larvalzyklus produzierten Puppen angegeben. Um den Zeitpunkt der 1. Larvenabgabe und die Dauer des Larvalzyklus festzustellen, wurden weibliche Schaflausfliegen nach Kopulation mit 10 -13 Tage alten, d.h. besamungsfähigen Männchen (EVANS, 1950) in Einzelkäfige gebracht. Die erste Larve wurde jeweils um den fünfzehnten Tag, die weiteren in Abständen von 6 - 9 Tagen (MW 7,6) abgelegt. Es wurde daher mit einem Larvalzyklus von 6 Tagen Dauer gerechnet.

Das Gewicht der abgelegten Puppen wurde am Tage nach der Larvenabgabe auf einer Sartorius-Waage bis auf 1/10 mg genau bestimmt. Pro Versuch wurden mindestens 20 Tiere eingesetzt, aus den ermittelten Werten für Überlebensrate, Reproduktionsrate und Puppen-Gewichten die Mittelwerte gebildet.

5.1. Der Einfluß verschiedener Blutarten auf die Mortalität

In Abb. 41 sind die Überlebensraten der verschiedenen Zuchtansätze graphisch dargestellt. Zum Vergleich wurden auch die Überlebensraten von M. o v i n u s auf dem Schaf nach Angaben von SWINGLE (1913) eingezeichnet. Von den drei angebotenen Diäten erwies sich Rinderblut am wenigsten geeignet. Die Tiere lebten länger, wenn sie mit Schafblut gefüttert wurden. Ihre Lebensdauer konnte noch erheblich durch den Zusatz von ATP gesteigert werden, ist aber immer noch geringer als bei Tieren auf ihrem natürlichen Wirt. Die Überlebensraten am 50. Versuchstage betragen 78 % auf dem Schaf, 53 % bei Membranfütterung mit Schafblut + ATP, 21 % bei Verwendung von Schafblut ohne ATP und nur 7 % bei Rinderblut (vgl. Tabelle 14.).

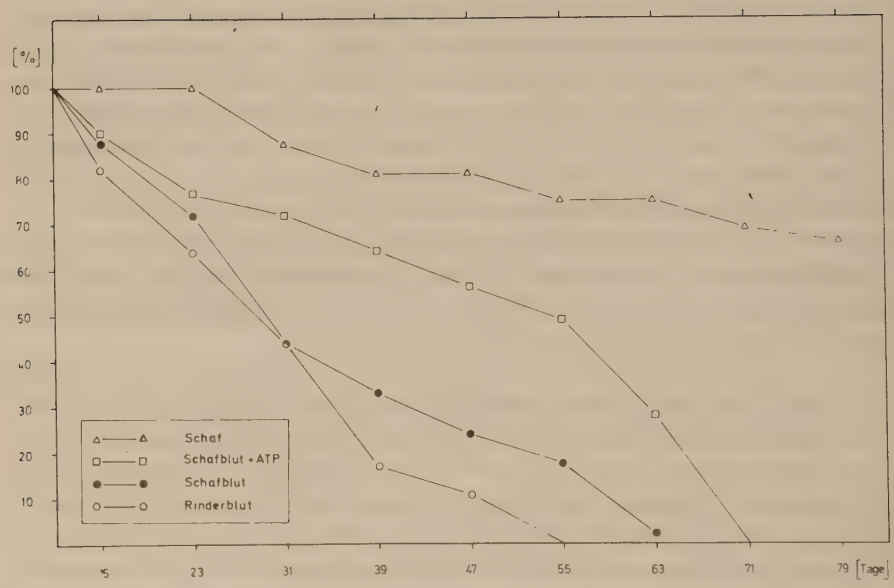


Abb. 41: Überlebensrate in % von weiblichen Schäflausfliegen auf dem Schaf (nach Angaben von SWINGLE, 1913) und bei Membranfütterung von Rinderblut, Schafblut und Schafblut + ATP

Tabelle 14: Lebensdauer und Reproduktivität von M. o v i n u s bei Haltung auf dem Schaf (nach Angaben von SWINGLE, 1913) und an Membranen bei Verwendung verschiedener Diäten.

	Versuchstiere n	am 50. Tag Überlebende %	Puppen pro ♀
Schaf	16	78	4,5
Schafblut + ATP	39	53	3,2
Schafblut	45	21	3,0
Rinderblut	18	7	2,8

5.2. Der Einfluß verschiedener Blutarten auf die Reproduktionsrate

In Abb. 42 ist die Fekundität, ausgedrückt als Anzahl der pro Weibchen und Larvalzyklus produzierten Larven, bei Verwendung von Rinderblut, Schafblut und Schafblut + ATP angegeben. Die Fekundität schwankt verhältnismäßig stark in allen Versuchsgruppen. Der Einfluß der Blutart scheint jedoch keinen allzu großen Effekt auf die Fekundität zu haben.

Die Gesamtzahl der von einem Weibchen produzierten Larven hängt natürlich von seiner Lebensdauer ab. Nimmt man z.B. wieder den 50. Lebenstag als Stichtag, zeigt sich eine der Lebenserwartung entsprechende Abstufung (vgl. Tabelle 14): 4,5 bei Tieren auf dem Schaf, 3,2 bei Verfütterung von Schafblut + ATP, 3,0 bei Schafblut und 2,8 bei Rinderblut. Die Differenzen zwischen den Versuchsgruppen werden umso größer, je später der Stichtag gewählt wird.

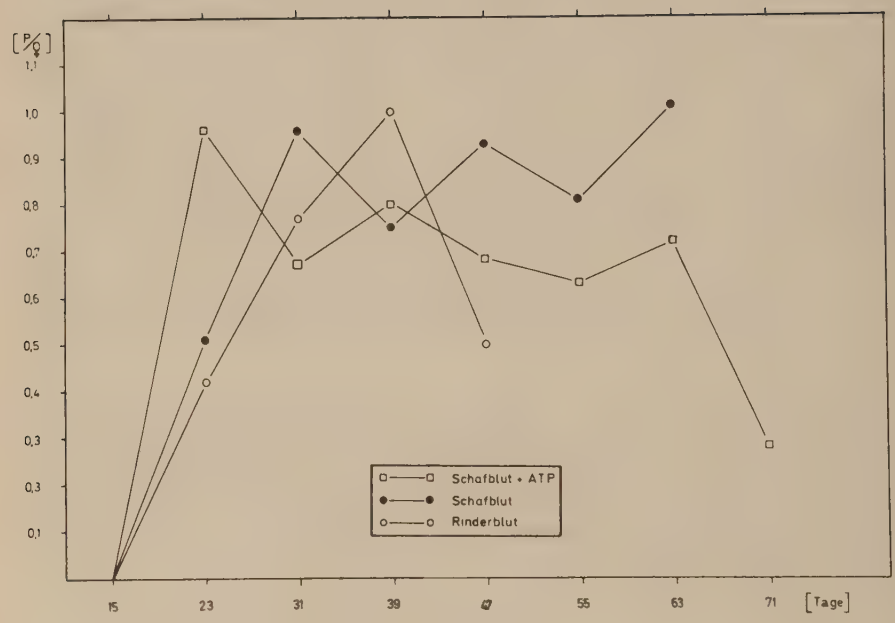


Abb. 42: Die Reproduktionsrate von M. o v i n u s (ausgedrückt als Zahl der Puppen pro überlebendem Weibchen und 8-Tage-Intervall) bei Membranfütterung mit Rinderblut, Schafblut und Schafblut + ATP

5.3. Der Einfluß der verschiedenen Blutarten auf Puppengewicht, Schlupfrate und Dauer der Metamorphose

Während die Art des verwendeten Blutes nur einen geringen Einfluß auf die Fekundität hat, wird das Gewicht der produzierten Puppen erheblich beeinflußt (vgl. Tabelle 15). So liegt das Puppen-Gewicht bei Verfütterung von Schafblut + ATP bereits 2 mg unter dem von auf dem Schaf gehaltenen Fliegen.

Das Puppengewicht beeinflußt sowohl die Schlupfrate der Fliegen wie die Dauer der Metamorphose. Die Schlupfrate von Puppen der über Membran gefütterten Fliegen liegt mit 59,0 % bzw. 60,9 % erheblich unter der von vom Schaf abgesammelten Puppen mit 77,7 %.

Aus Tabelle 15 ist weiterhin ersichtlich, daß die durchschnittliche Dauer der Metamorphose umso länger ist, je geringer das Puppengewicht ist. Diese Korrelation ließ sich jedoch statistisch nicht als signifikant absichern. Es ist außerdem auffällig, daß das durchschnittliche Gewicht der schlupfunfähigen Puppen vom Schaf größer ist als aller Puppen aus den Membran-Versuchen.

Über die Dauer der Metamorphose unter natürlichen Bedingungen liegen verschiedene Angaben aus der Literatur vor (Zusammenstellung bei BEQUAERT, 1953). Es werden jedoch lediglich Abhängigkeiten von Witterungsbedingungen, nicht aber von Gewicht und Geschlecht der Puppen aufgezeigt.

Auch über das Geschlechterverhältnis liegen in der Literatur keine exakten Werte vor. Alle Angaben beziehen sich auf Untersuchungen von vom Schaf abgesammelten Proben, wobei die eventuell unterschiedliche Lebensdauer der Tiere unberücksichtigt bleibt. Hier wurde nun erstmals das Geschlechterverhältnis beim Schlupf aus der Puppe bestimmt. Bei den vom Schaf gesammelten Puppen liegt ein Verhältnis von Männchen zu Weibchen wie 2 zu 3 = 0,66 vor. Das Verhältnis verschiebt sich bei den Membran-Versuchsgruppen zugunsten der Männchen auf 0,77 bei Verfütterung von Schafblut + ATP und 0,85 bei Schafblut ohne Zusatz von ATP.

Tabelle 15: Schlupfrate, Gewicht der Puppen, Dauer der Metamorphose und Geschlechterverhältnis der geschlüpften Fliegen in Abhängigkeit von der Fütterung der Mütter

	n	Schlupfrate (%)	Gewicht (mg) ♂	♀	nicht geschlüpft (mg)	Dauer der Metamorphose in Tagen ♂	♀	♂/♀
Schaf	45	77,7	9,44	9,16	7,90	26,2	25,5	0,66
Schafblut + ATP	105	59,5	7,40	7,25	4,88	26,1	26,5	0,77
Schafblut	64	60,9	7,27	7,15	5,49	27,0	28,3	0,85

Hieraus kann der Schluß gezogen werden, daß weibliche Fliegen für ihre Entwicklung mehr als männliche auf eine optimale Ernährung ihrer Mütter angewiesen sind.

Als Gesamtergebnis der Versuche zur Zucht von Schaflausfliegen unabhängig vom Wirt kann festgestellt werden, daß es durchaus möglich ist, die Tiere für experimentelle Zwecke mit Hilfe eines Membran-Systems zu füttern. In Langzeitversuchen wird jedoch deutlich, daß Lebensdauer, Reproduktionsrate und die Qualität der Puppen, für die das Gewicht als Indikator herangezogen worden ist, sehr viel niedriger liegen als bei Haltung auf dem Schaf.

Ein Grund hierfür ist sicherlich, daß die Tiere an Membranen weniger Blut aufnehmen als am lebenden Tier. Hierbei spielt die Herkunft des Blutes eine wichtige Rolle. So wird Rinderblut weniger aufgenommen als Schafblut (vgl. hierzu 3. 5. Tabelle 6), und auch langsamer verdaut (Kap. 4.2.2.). Die Aufnahmemenge läßt sich durch Zugabe von ATP zwar steigern, ist aber sicher immer noch niedriger als bei Tieren am lebenden Schaf. Die unterschiedlichen Aufnahmemengen finden in Mortalität, Reproduktionsraten und Puppengewichten ihren Niederschlag. Dieser Zusammenhang ist auch von Tsetsefliegen seit langem bekannt (z.B. MELLANBY 1937, BOYLE 1971).

Darüberhinaus spielen aber sicher auch qualitative Faktoren eine Rolle. Durch die Defibrinierung werden dem Blut Fibrin und möglicherweise weitere für die Schaflausfliegen essentielle Substanzen entzogen. Qualitative Unterschiede bestehen offensichtlich auch zwischen verschiedenen Blutarten. So hat sich z.B. Schweineblut für die Zucht von Tsetsefliegen als günstiger erwiesen als Rinderblut (z.B. MEWS et al. 1976, 1977). Trotz vielfältiger Bemühungen ist es bisher jedoch nicht gelungen den oder die verantwortlichen Faktoren im Blut ausfindig zu machen (LANGLEY et al. 1978).

Wegen der stationären Lebensweise und dem daraus resultierenden Blutaufnahme-Modus (mehrfach täglich kleine Blutmahlzeiten) erschien es ratsam, den Fliegen ständig Blut anzubieten. Da das Blut hierbei einer relativ hohen Temperatur ausgesetzt ist, ist damit zu rechnen, daß es zu weiteren qualitativen Veränderungen kommt. Bekannt ist z.B., daß der ATP-Gehalt unter diesen Bedingungen sehr rasch abnimmt (LANGLEY, 1972). Aus diesen Überlegungen heraus wurde das Blut zweimal täglich erneuert. Sicherlich wäre eine noch häufigere Erneuerung sinnvoll, läßt sich aber aus arbeitstechnischen Gründen kaum realisieren.

5.4. Die Auswirkung des Fütterungs-Regimes auf die Zusammensetzung von Imagines und Puppen

In den vorhergehenden Abschnitten (5.1. - 5.3.) wurde der Einfluß verschiedener Blutarten auf Lebensdauer und Fortpflanzung von M. o v i n u s dargestellt. Dabei war deutlich geworden, daß die auf dem Wirt vorherrschenden Lebensbedingungen nur unvollkommen simuliert werden können. Um weitere Aufschlüsse über die Auswirkungen der Membran-Fütterung zu erhalten, wurden die über Membran gefütterten Tiere (Schafblut + ATP), in gleicher Weise wie die vom Schaf gesammelten (vgl. 4.4.) auf ihre stoffliche Zusammensetzung hin untersucht und Körpergewicht, Trockengewicht, Resttrockengewicht sowie Fettgehalt in Abhängigkeit vom Alter bestimmt.

Die Ergebnisse sind in Abb. 43 a - d graphisch dargestellt. Zum besseren Vergleich sind auch die Kurven (Abb. 34 a - d) aus den Werten von am Schaf gehaltenen Tieren eingezeichnet. Der Vergleich zeigt, daß bei den an der Membran gehaltenen Tieren alle vier untersuchten Parameter niedriger liegen als bei Tieren vom Schaf.

Einer entsprechenden Untersuchung wurden auch die Puppen unterzogen (Tabelle 16).

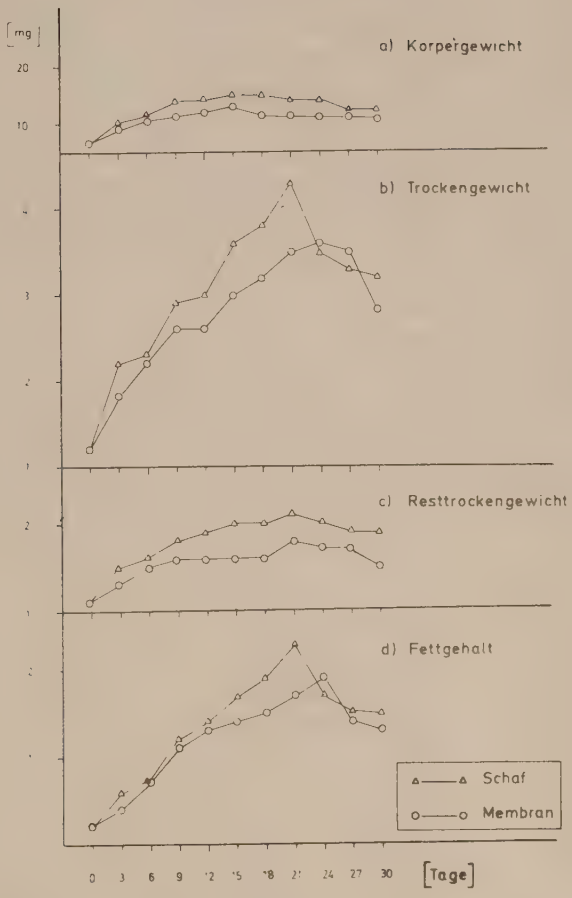


Abb. 43: Vergleich von a) Körpergewicht, b) Trockengewicht, c) Resttrockengewicht und d) Fettgehalt von männlichen Schaflausfliegen bei Haltung auf dem Schaf und bei Membran-Fütterung

Tabelle 16: Vergleich von Gewicht, Trockengewicht, Resttrockengewicht und Fettgehalt von Puppen verschiedener Herkunft

Herkunft der Puppen	n	Gewicht (mg)	Trockengewicht (mg)	Resttrockengewicht (mg)	Fettgehalt (mg)
Schaf	8	9,42	2,65	1,22	1,55
Membran-Zucht	8	6,86	1,37	0,62	0,75

Die untersuchten Puppen, die von über Membran gefütterten Tieren stammten, sind etwa 1/3 leichter als vom Schaf gesammelte Puppen. Sie haben aber offensichtlich einen weitaus höheren Wassergehalt, denn Trockengewicht, Resttrockengewicht und Fettgehalt erreichen nur etwa die Hälfte gegenüber den Puppen vom Schaf.

Auch hier muß festgestellt werden, daß diese großen Unterschiede nur zum Teil auf die geringere Blutaufnahme der Tiere an der Membran zurückgeführt werden können. Es müssen vielmehr qualitative Veränderungen des über die Membran angebotenen Blutes eine Rolle spielen.

Von Tsetsefliegen ist bekannt, daß die Größe des Fettdepotes von der Art des verfütterten Blutes abhängt. Mit Rinderblut gefütterte männliche Fliegen speichern z.B. mehr Fett als mit Schweineblut gefütterte (LANGLEY &PIMLEY, 1979). Das Gewicht der produzierten Puppen ist jedoch, wie bereits erwähnt (5.3.), höher, wenn die Fliegen mit Schweineblut gefüttert werden.

6. Untersuchung der Thoraxmuskulatur bei M. o v i n u s und L. c e r v i

Die im Mittelpunkt dieser Arbeit stehende Schaflausfliege zeichnet sich durch das völlige Fehlen von Flügeln und Halteren aus. Im Gegensatz hierzu besitzen andere Hippobosciden, z.B. H. e q u i n a Flügel. Eine Zwischenstellung zwischen geflügelten und ungeflügelten Hippobosciden nimmt L. c e r v i ein. Diese Fliege hat zunächst Flügel, wirft sie aber ab, sobald sie ein geeignetes Wirtstier erreicht hat. Es interessierte nun die Frage, ob bei der flügellosen Schaflausfliege Flugmuskulatur ausgebildet ist und ob sie bei L. c e r v i erhalten bleibt, nachdem die Fliege die Flügel abgeworfen hat.

Über das Vorhandensein von Flugmuskulatur bei M. o v i n u s liegen in der Literatur gegensätzliche Meinungen vor. MASSONAT (1909) meint, daß lediglich die dorsoventrale Thoraxmuskulatur nicht ausgebildet ist, während die Längsmuskelstämme nur stark reduziert seien. CUÉNOT & MERCIER (1924) fanden dagegen keinerlei Reste von Flugmuskulatur. In einer früheren Studie stellte PRATT (1893) fest, daß die Flugmuskulatur zu Beginn der Metamorphose zunächst angelegt, aber noch vor dem Schlupf der Fliege zurückgebildet und durch Fettablagerungen ersetzt wird.

Eigene Schnitte durch den Thorax von M. o v i n u s bestätigen die Ansicht, daß keine Flugmuskulatur ausgebildet ist (Abb. 44). An deren Stelle befinden sich stattdessen Fettablagerungen. Zum besseren Verständnis der Verhältnisse wurde auch ein Querschnitt durch den Thorax von C a l l i p h o r a abgebildet (Abb. 45).

Im Gegensatz hierzu besitzt die geflügelte Hirschlausfliege die charakteristischen Muskelstämme indirekter Flugmuskulatur (Abb. 46). Nach Abwurf der Flügel werden diese jedoch eingeschmolzen und durch Fettkörper ersetzt (Abb. 47). Den gleichen Vorgang beschreibt KLOFT (1949) bei Ameisen, M y r m i c a r u b r a und L a s i u s d i e n u s, nachdem diese ihre Flügel abgeworfen haben.

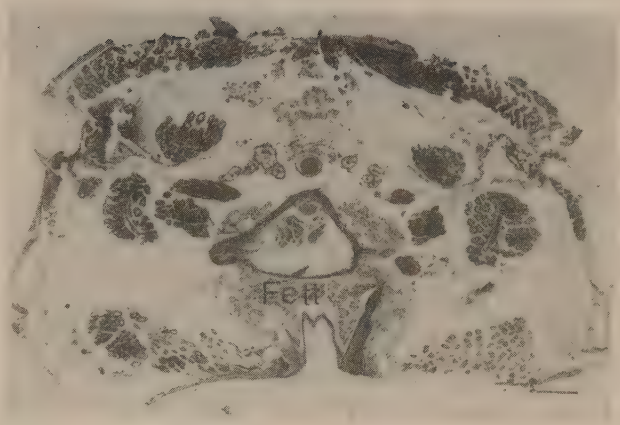


Abb. 44: Querschnitt durch den Thorax von M. o v i n u s
(Maßstrich: 100 um)
Fett = Fettkörper

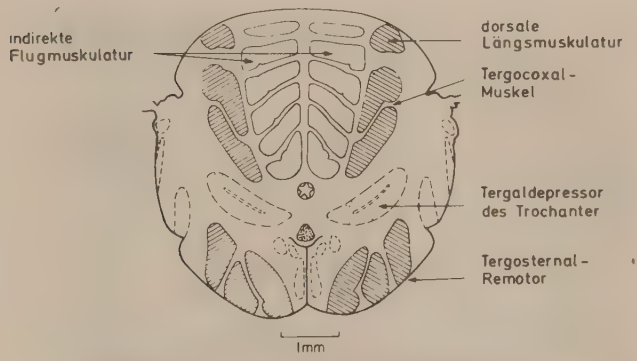


Abb. 45: Querschnitt durch den Thorax von C a l l i p h o r a
(nach Usherwood, 1975)

Abb. 46: Längsschnitt durch den Thorax von L. c e r v i mit indirekter Flugmuskulatur
(Maßstrich: 100 µm)

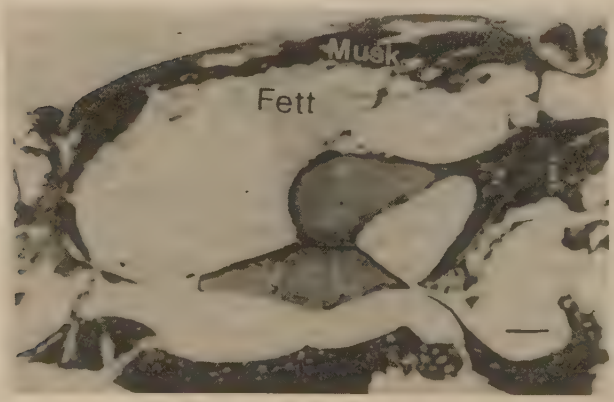


Abb. 47: Degeneration der Flugmuskulatur von L. c e r v i
(Maßstrich: 100 µm)
Fett = Fettkörper, Musk. = Reste der Flugmuskulatur

7. Schlußbetrachtung

Die im Rahmen dieser Arbeit vorgelegten Befunde zur Biologie und Physiologie von Schaflausfliegen wurden im einzelnen bereits im Ergebnisteil (Kap. 3. - 6.) mit den Verhältnissen bei anderen blutsaugenden Insekten, insbesondere den sehr gut untersuchten Tsetsefliegen, verglichen.

Der Vergleich mit Tsetsefliegen bietet sich vor allem auch deshalb an, weil sich H i p p o b o s c i d a e und G l o s s i n i d a e sowohl durch die obligate und ausschließliche Hämophagie wie durch die extrem hoch entwickelte Viviparie auszeichnen. Ein entscheidender Unterschied besteht allerdings darin, daß M. o v i n u s zum stationären Ektoparasiten geworden ist, G l o s s i n a aber ihre volle Flugfähigkeit behalten hat und zur Nahrungsaufnahme auch darauf angewiesen ist. Dieser Unterschied dokumentiert sich nicht nur in morphologischen Merkmalen, sondern auch, wie durch die Untersuchungsergebnisse der vorliegenden Arbeit aufgezeigt werden konnte, in einer Reihe von physiologischen Eigenschaften. Die wichtigsten Befunde, Übereinstimmungen und Unterschiede, sollen nun rückblickend noch einmal im Zusammenhang besprochen werden.

Die Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit des Saugverhaltens machen deutlich, daß M. o v i n u s an die mikroklimatischen Verhältnisse auf dem Wirt gut angepaßt ist. Wie bei der stationären Lebensweise mit ständigem Zugang zur Nahrung nicht anders zu erwarten gewesen ist, werden in kurzen Abständen, nämlich zweimal täglich, kleinere Blutmahlzeiten aufgenommen. Eine Blutspeicherung ist nicht notwendig, und der Kropf ist im Gegensatz zu Tsetsefliegen funktionslos. Das Intervall zwischen zwei Blutmahlzeiten hängt unter experimentellen Bedingungen von der Größe der ersten Blutmahlzeit ab. Offensichtlich unterliegt der Blutaufnahmerhythmus aber auch einem endogenen circadianen 12-Stundenrhythmus. Dies wurde nicht nur durch Experimente mit verändertem Licht/Dunkelwechsel belegt, sondern manifestierte

sich auch im O_2-Verbrauch. Tsetsefliegen haben im Gegensatz zu M. o v i n u s einen 24-stündigen Aktivitätsrhythmus.

Histologische Untersuchungen haben gezeigt, daß der Mitteldarm von Schaflausfliegen wie bei Tsetsefliegen aus drei funktionellen Abschnitten besteht. Auch die während des Verdauungsprozesses sichtbaren Veränderungen des Mitteldarmepithels stimmen prinzipiell mit den Verhältnissen bei Tsetsefliegen überein. Bemerkenswert ist jedoch, daß die zur Aufnahme der Symbionten spezialisierten Darmzellen, die Mycetocyten, anders als bei Tsetsefliegen ihre Eigenschaften als Darmzellen behalten haben und die gleichen Sekretions- und Resorptionsaktivitäten zeigen wie normale Darmzellen.

Tsetsefliegen haben eine niedrigere Verdauungsrate als Schaflausfliegen, was zweifellos auf den höheren Ausnutzungsgrad der Nahrung zurückgeführt werden kann. Der niedrige Ausnutzungsgrad der Nahrung durch M. o v i n u s dokumentiert sich in der doppelten Blutmenge, die benötigt wird, um eine Gewichtseinheit Puppe zu produzieren, bzw. um eine Einheit Fett zu synthetisieren.

Der Fettverbrauch während der Metamorphose ist bei M. o v i n u s pro mg Trockengewicht doppelt so hoch wie bei der Tsetsefliege. Umgekehrt ist das O_2-Äquivalent für 1 mg Fett nur halb so groß. Aus diesen Befunden konnte bereits geschlossen werden, daß Schaflausfliegen andere Stoffwechselwege zur Energiegewinnung beschreiten als Tsetsefliegen. Diese Vermutung wurde dann durch die polarographischen O_2-Messungen an Muskelhomogenaten bestätigt. Während Tsetsefliegen über die partielle Oxidation von Prolin zu einer außerordentlich hohen Energieausbeute befähigt sind, können Schaflausfliegen diesen Weg nur bedingt beschreiten. Tsetsefliegen sind daher in physiologischer Hinsicht besser als alle anderen permanent blutsaugenden Insekten an die Hämophagie adaptiert. Nur durch diese physiologische Adaptation ist es zu erklären, daß sie ihre Flugfähigkeit beibehalten konnten.

Ein Flugversuch mit H. e q u i n a legt die Vermutung nahe, daß auch die flugfähigen Hippobosciden nicht zu einer mit Tsetsefliegen vergleichbaren Energieausbeute in der Lage sind. Für eine endgültige Klärung dieser Frage standen leider nicht genügend Tiere zur Verfügung.

Während Tsetsefliegen als polyhospital zu bezeichnen sind, sind alle Hippobosciden mehr oder weniger, M. o v i n u s aber in besonderem Maße wirtsspezifisch. Die Adaptation an das Schaf ist durch mehrere Befunde im Verlaufe der Untersuchungen deutlich geworden. Schafblut wird von M. o v i n u s bereitwilliger, in größerer Menge und mit höherer Aufnahmegeschwindigkeit aufgenommen als Rinderblut. Schafblut wird außerdem rascher verdaut als Rinderblut. Auch bei den Zuchtversuchen wurden mit Schafblut bessere Resultate erzielt als mit Rinderblut. Worin die offensichtliche Adaptation an Schafblut besteht, muß Spekulationen überlassen bleiben.

Leider führte auch die Verwendung von Schafblut mit ATP-Zusatz nicht zur Etablierung einer sich selbsterhaltenden Laborkolonie von M. o v i n u s. Das Scheitern der Zuchtversuche ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß den Tieren ständig Blut angeboten werden muß und damit zu rechnen ist, daß dadurch qualitative Veränderungen des Blutes hervorgerufen werden.

8. Zusammenfassung

Kap. 3.1. Als Grundlage zum Verständnis des Saugverhaltens von Schaflausfliegen wurden die Mundwerkzeuge, die Maxillarpalpen und die Antennen einer eingehenden Betrachtung mit Hilfe eines Rasterelektronenmikroskopes unterzogen. Vergleichsweise konnten auch die beiden Hippobosciden-Arten H. e q u i n a und L. c e r v i untersucht und die Befunde mit den Verhältnissen bei anderen Insekten, insbesondere Tsetsefliegen, verglichen werden.

3.2. Für eine künstliche Fütterung erwies sich Parafilm von allen getesteten Membranen als am geeignetesten, was sowohl in der Bereitwilligkeit zu saugen, wie auch in der Größe der aufgenommenen Blutmahlzeiten zum Ausdruck kommt.

3.3. Einem Temperaturgradienten ausgesetzte Schaflausfliegen zeigen eine Temperaturpräferenz von 30,2 - 31,8°C, unabhängig von ihrem Fütterungszustand. Da die Hauttemperatur von Schafen bei 31,6 - 31,8°C liegt, wird verständlich, warum sich Schaflausfliegen nur zur Blutaufnahme unmittelbar auf der Haut ihrer Wirte aufhalten.

Bei künstlicher Fütterung erwies sich eine Bluttemperatur von 34°C und eine Umgebungstemperatur von 25°C als optimal.

3.4. Nukleotide haben eine phagostimulierende Wirkung auf Schaflausfliegen, und zwar in abnehmender Reihenfolge ATP, ADP, GTP, AMP und UTP. CTP und Glutathion besitzen keine phagostimulierende Wirkung. Als Konzentrationsoptimum für ATP wurde 10^{-3}M ermittelt.

3.5. Pro Mahlzeit nimmt M. o v i n u s 6,1 $\pm$ 2,0 mg Rinderblut, bzw. 8,0 $\pm$ 3,2 mg Schafblut auf. Die Aufnahme von Schafblut kann durch Zusatz von 10^{-3}M ATP auf 10,7 $\pm$ 3,4 mg gesteigert werden.

3.6. Mit Hilfe eines Bitometers konnte eine Saugdauer von $2,9 \pm 1,7$ min registriert werden. Hieraus und aus den aufgenommenen Blutmengen ergibt sich eine Aufnahmegeschwindigkeit von 3,14 mg/min für Rinderblut, 3,49 mg/min für Schafblut und 5,31 mg/min für Schafblut + 10^{-3}M ATP.

Das Intervall zwischen den Blutmahlzeiten beträgt durchschnittlich $10,4 \pm 2,5$ Stdn. Es besteht eine lineare Korrelation zwischen der Länge des Intervalls und der Menge des bei der ersten Mahlzeit aufgenommenen Blutes. Die Saugaktivität wird nicht durch den Tag/Nachtwechsel beeinflußt.

3.7. Aus den ermittelten Daten über Größe und Häufigkeit der Blutmahlzeiten läßt sich errechnen, daß eine weibliche Schaflausfliege durchschnittlich 142 mg Blut während eines Larvalzyklus aufnimmt und damit 15 mg Blut zur Produktion von 1 mg Puppengewicht benötigt.

4.1. Im Rahmen der Untersuchungen zur Verdauungsphysiologie wurden die Verdauungsorgane von M. o v i n u s histologisch bearbeitet. Der Mitteldarm besteht aus drei Abschnitten. Der erste dient der Speicherung des aufgenommenen Blutes, im zweiten finden Verdauung und Resorption der Nahrung statt, während sich die Aufgabe des dritten Abschnittes auf die Resorption zu beschränken scheint. Die im histologischen Bild sichtbaren Veränderungen im Darmepithel erreichen 6 Stunden nach Blutaufnahme ihr Maximum.

Im Verlaufe des mittleren Abschnittes liegt das Mycetom. Die Mycetocyten von M. o v i n u s sind, im Gegensatz zu Tsetsefliegen, auch an der Verdauungsaktivität des Darmes beteiligt.

4.2. Für oral verabreichtes ^{32}P wurde eine biologische Halbwertszeit T_{biol} = 5,1 Tage ermittelt.

Durch Bestimmung der sog. Restblutmahlzeit wurde festgestellt, daß Schafblut nach 16,2 Stdn., Rinderblut erst nach 19,8 Stdn. zur Hälfte verdaut ist.

4.3. Mit der Verdauung ist ein ca. 30 % iger Anstieg des O_2-Verbrauchs verbunden, der nach 3 Stunden sein Maximum erreicht.

Der durch die Bitometer-Versuche festgestellte Aktivitätsrhythmus findet auch in der Atmungsrate seinen Niederschlag.

4.4. Schaflausfliegen nehmen während der ersten drei Lebenswochen an Gewicht zu. Die Gewichtszunahme ist zum einen auf Körperwachstum, zum anderen auf Fettdeponierung zurückzuführen. Die nicht fetthaltigen Bestandteile sind zum überwiegenden Teil Proteine. Glykogen tritt nur in sehr geringer Konzentration auf.

4.5. Der O_2-Verbrauch von Puppen folgt einer U-förmig verlaufenden Kurve. Der RQ von 0,6 - 0,8 weist auf einen fettabhängigen Stoffwechsel während der Metamorphose hin.

4.6. Schaflausfliegen haben einen nur etwa halb so großen Ausnutzungsgrad ihrer Nahrung wie Tsetsefliegen, was in der benötigten Blutmenge zur Produktion einer Gewichtseinheit Puppenmaterial und Fett, im höheren Fettverbrauch während der Metamorphose und niedrigeren O_2-Äquivalent für 1 mg Fett zum Ausdruck kommt.

O_2-Verbrauchsmessungen an Muskelhomogenaten haben gezeigt, daß Schaflausfliegen aus Prolin und Pyruvat in gleichem Maße Energie gewinnen können. Sie sind daher weniger als Tsetsefliegen an die Aufnahme von Blut als ausschließliche Nahrung adaptiert.

4.7. Schaflausfliegen sind in der Lage, Albumin und Globulin des Serums (IgG) unverdaut in die Hämolymphe zu resorbieren.

5. Es wurde versucht, Schaflausfliegen unabhängig vom Wirt zu züchten. Es ist zwar möglich, die Tiere dauernd mit Hilfe des Membran-Systems zu füttern, Lebensdauer und Reproduktionsrate der Tiere sowie das Gewicht der produzierten Puppen sind jedoch wesentlich niedriger als bei Haltung am Schaf.

Zuchtversuche mit Schafblut + 10^{-3}M ATP führten zu besseren Erfolgen als mit Schafblut ohne ATP und Rinderblut.

6. M. o v i n u s besitzt keine indirekte Flugmuskulatur. An ihrer Stelle ist Fettkörper ausgebildet. Bei L. c e r v i wird die Flugmuskulatur nach Abwurf der Flügel abgebaut und durch Fettkörper ersetzt.

9. LITERATURVERZEICHNIS

ANIGSTEIN, L. (1927): Untersuchungen über die Morphologie und Biologie der Rickettsia melophagi Nöller. - Arch f. Parasitenk. 57, 209-246.

ASKEW, R.R. (1973): Parasitic Insects. - Heinemann Educational Books, London, 316 pp.

BAIR, T.D. (1950): Ecology 31, 474. zitiert nach: WHITTOW, G.C. (1975): Comparative Physiology of thermoregulation Vol. I. Invertebrates and nonmammalian vertebrates. - Acad. press, New York and London, 333 pp.

BAKER, J.R. (1967): A review of the role played by Hippoboscidae (Diptera) as vectors of endoparasites. - J. Parasit. 53, 412-418.

BALOGUN, R.A. (1977): Maintenance of Glossina palpalis fed through bat's wing membrane on defibrinated blood. - Acta Tropica 34, 321-325.

BAUER, B. & WETZEL, H. (1976): A new membrane for feeding Glossina morsitans Westw. (Diptera, Glossinidae). - Bull. ent. Res. 65, 563-565.

BAY, D.E. & PITTS, C.W. (1976): Antennal olfactory sensilla of the face fly, Musca autumnalis Degreer (Diptera: Muscidae). - Int. J. Insect Morph. & Embryol. 5, 1-16.

BEQUAERT, J. (1953): The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. Part 1. Structure, physiology and natural history. - Ent. Am. (N.S.) 32,1, 209 and 33, 211-442.

BÖNRINGER-SCHWEIZER, S. (1977): Digestion in the tsetse fly: An ultrastructural analysis of structure and function of the mid-gut epithelium in Glossina morsitans (Machado) (Diptera : Glossinidae) Inaugural-Dissertation d. Uni. Basel, 1-63.

BONGERS, J. (1969): Über Vorzugstemperatur und Wasserhaushalt von Oncopeltus fasciatus Dall. (Heteroptera : Lygaeidae). - Oecologia, 2, 223-231.

BOYLE, J.A. (1971): Effect of blood intake of Glossina austeni Newst. on pupal weigth in successive reproductive cycles. - Bull. ent. Res. 61, 1-5.

BRADY, J. & CRUMP, A.J. (1978): The control of circadian activity rhythms in tsetse flies: Environment or physiological clock? - Physiol. Ent. 3, 177-190.

BURCK, H.C. (1973): Histologische Technik. - 3. Aufl. George Thieme Verl. Stuttgart, 205 pp.

BURSELL, E. (1961): Post-teneral development of thoracic musculature in tsetse flies. - Proc. roy. ent. Soc. London, 36, 69-74.

BURSELL, E. (1966): The nutritional state of tsetse flies from different vegetation types in Rhodesia. - Bull. ent. Res. Lond. 57, 171.

BURSELL, E. (1970): Feeding, Digestion and Excretion. 305-326, in: MULLIGAN, H.W. (Ed.) The African Trypanosomiasis. - Allen & Unwin Ltd. London.

BURSELL, E. (1975): Substrates of oxidative metabolism in dipteran flight muscle. - Comp. Biochem. Physiol. 52B, 235-238.

BURSELL, E., BILLING, K.C., HARGROVE, J.W., McCABE, C.T. & SLACK, E. (1974): Metabolism of the blood meal in tsetse flies. A review. - Acta tropica 31, 297-320.

CUÉNOT, L. & MERCIER, L. (1922): La perte de la faculté du vol chez les Diptères parasites. - C.R. Ac. Sci., Paris, 175, 433-436.

D'COSTA, M.A. & RUTESASIRA, A. (1973a): Variations in lipids during the development of the tsetse fly, G l o s s i n a m o r s i t a n s. - Int. J. Biochem. 4, 467-470.

D'COSTA, M.A., RICE, M. & LATIF,A. (1973b): Glycogen in the proventriculus of the tsetse fly. - J. Insect Physiol. 19, 427-433.

DOGBA, C. (1968): Untersuchungen über die Bedeutung der Temperatur von "Wirt" und Umgebung im Saugverhalten von R h o d n i u s p r o l i x u s Stal. (H e t e r o p t e r a, T r i a t o m i d a e). - Diplomarbeit, Uni. Bonn, 42 pp.

DUFOUR, L. (1845): Etudes anatomiques et physiologiques sur les Diptères de la famille des Pupipares. - Ann. Sci. Nat. Zool. 3, 49-95.

EVANS, G.O. (1950): Studies on the bionomics of the sheep ked, M e l o p h a g u s o v i n u s L., in west Wales. - Bull. ent. Res. 40, 459-478.

FOUDA, M. (1975): Biological and ecological studies on H i p p o b o s c a e q u i n a L. in Egypt. (H i p p o b o s c i d a e, D i p t e r a). - M. Sc. Thesis, Univ. Cairo, 78 pp.

FRIEND, W.G. & SMITH, J.B. (1971): Feeding in R h o d n i u s p r o l i x u s : mouth part activity and salivation and their correlation with changes of electrical resistance. - J. Insect. Physiol. 17, 233-243

GALUN, R. (1976): The physiology of H e m a t o p h a g o u s Insects/Animal host relationships. - Proceeding XV. International Congress of Entomology, 257-265.

GALUN, R. & KINDLER, S.H. (1965): Glutathione as an inducer of feeding in ticks. - Science 147, 166-167.

GALUN, R. & MARGALIT, J. (1970): Artificial feeding and feeding stimuli of the tsetse fly G l o s s i n a a u s t e n i. Proc. 1 st. Int. Symp. on Tsetse fly breeding under laboratory conditions and its practical application. Lisbon, 211-220.

GECHEVA, G. (1972): Study on the pathogenic role of M e l o - p h a g u s o v i n u s in sheep. I. Hematologic Aspects. - Veterinarnomeditsinsky Nauki 9, 89-94.

GIANNETTI, M. (1978): Physiologische Untersuchungen an Tsetsefliegen (G l o s s i n a m. m o r s i t a n s Westwood und G l o s s i n a p. p a l p a l i s (Robineau-Desvoidy)) nach peroraler Applikation von ^{32}P. - Staatsexamensarbeit, U. Bonn, 79 pp.

GREGORY, D.W., LENNIE, R.W. & BIRT, L.M. (1968): An electron-microscopic study of flight muscle development in the blowfly L u c i l i a c u p r i n a. - Il. R. microsc. Soc. 88, 151-175.

HADDON, W. (1956): Jr. Amer. J. Trop. Med. 5, 315, zitiert nach: GALUN, R. & MARGALIT, J. (1970): Artificial feeding and feeding stimuli of the tsetse fly G l o s s i n a a u s t e n i. - 1 st. Int. Symp. on Tsetse fly breeding under laboratory conditions and its practical application. Lisbon, 211-220.

HAFEZ, M., HILALI, M. & FOUDA, M. (1977): Biological studies on Hippobosca equina L. (Diptera: Hippoboscidae) infesting domestic animals in Egypt. - Z. ang. Ent. 83, 426-441.

HARBACH, E. & LARSEN, R. (1976): Ultrastructure of sensilla on the distal antennal segment of adult Oncopeltus fasciatus (Dallas) (Hemiptera: Lygaeidae). - Int. J. Insect Morph. & Embryol. 5, 23-33.

HARDENBERG, J.D.F. (1929): Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen. - Zool. Jahrber. Abt. Anat. 50, 497-570.

HARGROVE, J.W. (1975): Some changes in the flight apparatus of tsetse flies Glossina morsitans and G. pallidipes, during maturation. - J. Insect Physiol. 21, 1485-1489.

HASE, A. (1927): Beobachtungen über das Verhalten, den Herzschlägen, sowie den Stech- und Saugakt bei der Pferdelausfliege, Hippobosca equina. - Morph. ökol. Tiere, 8, 187-240.

HASE, A. (1939): Über Lipoptena cervi L. und über die Wirkung ihrer Stiche. - Z. Parasitenk. 11, 410-418.

HERTER, K. (1924): Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. - Z. vergl. Physiol. 2, 226-232.

HERTER, K. (1934): Biol. Zentralbl. 54, 487-507, zitiert nach: ROEDER, K.D. (1953): Insect Physiology. - Chapman & Hall, Limited, London, 1100 pp.

HOARE, C. (1923): An experimental study of the sheep-trypanosome (T. melophagium, Flu, 1908), and its transmission by the sheep-ked (Melophagus ovinus L.). - Parasitology 15, 365-424.

KÜTHER, A. (1978): Ultrastrukturelle Untersuchungen am Mitteldarm von Tsetsefliegen - G l o s s i n a p a l p a l i s p a l p a l i s (Robineau-Desvoidy) und G l o s s i n a m o r s i t a n s m o r s i t a n s Westwood (D i p t e r a, G l o s s i n i d a e) - unter besonderer Berücksichtigung der Mycetome. - Dipl.-Arb., math. nat. Fak. U. Bonn, 128 pp.

JACKSON, C.H.N. (1953): An artificially isolated generation of tsetse flies (D i p t e r a). - Bull. ent. Res. 37, 291-299.

JOBLING, B. (1926): A comparative study of the structure of the head and mouth parts in H i p p o b o s c i d a e. - Parasitology 18, 319 - 349.

JORDAN, A.M. & CURTIS, C.F. (1972): Productivity of G l o s s i n a m o r s i t a n s m o r s i t a n s maintained in the laboratory, with particular reference to the sterile male release method. - Bull. Org. mond. Santé 46, 33-38.

KASHIN, P. (1966): Electronic recording of the mosquito bite. - J. Insect Physiol. 12, 281-286.

KASHIN, P. & WAKELY, H.G. (1965): An insect "Bitometer". - Nature 208, 462-464.

KELLY, L.L. (1971): Endocrine effects on the biochemical properties of fat body mitochondric from the cockroach, B l a b e r u s d i s c o i d a l i s . - J. Insect Physiol. 17, 1501-1515.

KEMPER, H. (1951): Beobachtungen an C r a t a e r i n a p a l l i d a Latr. und M e l o p h a g u s o v i n u s L. - Zeitschr. Hyg. Zool. 39, 225-259.

KLOFT, W. (1949): Über den Einfluss von Mermisparasitismus auf den Stoffwechsel und die Organbildung bei Ameisen. - Z. Parasitenk. 14, 390-422.

KLOFT, W. (1977): in: Laboratory Training Manual on the Use of Isotopes and Radiation in Entomology. - Chapter V, p. 141-214. - IAEA Technical reports, Nr. 61, Wien.

KLOFT, W., BUTLER, J.F. & KLOFT, E. (1976): Radioaktive Isotope als Modellsubstanzen zur Klärung des Übertragungsmodus von Pathogenen durch Insekten bei Pflanze und Tier. - Z. f. Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz 83, 80-86.

KLOFT, W. & KLOFT, E. (1978): Untersuchungen über Aufnahme und Ausscheidung von radioaktiven Tracern durch den Organismus von Insekten als Grundlage für radioökologische Forschungen in der Entomologie. - Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 1, 6-10.

LANGLEY, P.A. (1970): Post-teneral development of thoracic flight musculature in the tsetse flies G l o s s i n a a u s t e n i and G l o s s i n a m o r s i t a n s. - Ent. Exp. Appl. 13, 133-140.

LANGLEY, P.A. (1971): The respiratory metabolism of tsetse fly puparia in relation to fat consuption. - Bull. ent. Res. 60, 351-358.

LANGLEY, P.A. (1972): The role of physical and chemical stimuli in the development of in vitro feeding technique for tsetse flies, G l o s s i n a s p p. (D i p t e r a, G l o s s i n i d a e). - Bull. ent. Res. 62, 215-228.

LANGLEY, P.A., MEWS, A.R., PIMLEY, R.W. & FLOOD, M. (1975): Rate of absorption of nutrients by G. m o r s i t a n s females fed on living hosts or in vitro upon defibrinated pig or cow blood. - Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 69, 280.

LANGLEY, P.A., PIMLEY, R.W., MEWS, A.R. & FLOOD, M.E.T. (1978): Effect of diet composition on feeding, digestion, and reproduction in G l o s s i n a m o r s i t a n s. - J. Insect Physio. 24, 233-238.

LANGLEY, P.A. & PIMLEY, R.W. (1979): Influence of diet on synthesis and utilisation of lipids for reproduction by the tsetse fly G l o s s i n a m o r s i t a n s. - J. Insect Physiol. 25, 79-85.

LEES, A.D. (1948): J. Exptl. Biol. 25, 145. zitiert nach: WHITTOW, G.C. (1970): Comparative physiology of thermoregulation Vol. I. Invertebrates and nonmamalian Vertebrates. - Acad. Press, New York and London, 333 pp.

LEWIS, C.T. (1970): A preliminary note on the fine structure of the olfactory receptors of G l o s s i n a species, with special references to G. a u s t e n i. - 1 st. Int. Symp. on Tsetse fly breeding under laboratory conditions and its parctical application. Lisbon, 229-303.

McCABE, C.T. & BURSELL, E. (1975): Interrelationships between acid and lipid metabolism in the tsetse fly, G l o s s i n a m o r s i t a n s. Insect Biochem. 5, 781-789.

MacLEOD, Y. (1948): The distribution and dynamics of ked population. - Parasitology 39, 61-68.

MARGALIT, J., GALUN, R. & RICE, M.J. (1972): Mouthpart sensilla of the tsetse fly and their function. I. Feeding Patterns. - Ann. Trop. Med. u. Parasit. 66, 525-536.

MASSONAT, E. (1909): Contribution à l'étude des Pupipares. - Ann. Uni. Lyon, (N.S.) 128, 1-388.

MELLANBY, H. (1937): Experimental work on reproduction in the tsetse fly, G l o s s i n a p a l p a l i s. - Parasitology 29, 131.

MEWS, A.R., BAUMGARTNER, H., LUGER, D. & OFFORI, E.D. (1976): Colonisation of Glossina morsitans morsitans Westw. (Diptera, Glossinidae) in the Laboratory using in vitro feeding techniques. Bull. ent. Res. 65, 631-642.

MEWS, A.R., LANGLEY, P.A., PIMLEY, R.W. & FLOOD, M.E.T. (1977): Large-scale rearing of tsetse flies (Glossina spp.) in the absence of a living host. - Bull. ent. Res. 67, 119-128.

MITCHELL, B.K. (1976): Physiology of an ATP receptor in labellar sensilla of the tsetse fly Glossina morsitans morsitans Westw. (Diptera: Glossinidae), - J. exp. Biol. 65, 259-271.

NELSON, W.A. & QUALLY, M.C. (1958): Annual cycles in numbers of the sheep ked Melophagus ovinus (L.). - Can. J. Anim. Sci. 38, 194-199.

NELSON, W.A. & PETRUNIA, D.M. (1969): Melophagus ovinus : Feeding mechanism on transilluminated mouse ear. - Exp. Parasitol. 26, 308-313.

NELSON, W.A., BELL, J.F., CLIFFORD, C.M. & KEIRANS, J.E. (1977): Interaction of ectoparasites and their hosts. - J. Med. Ent. 13, 389-428.

NOGGE, G. (1971): Resorption von Serumproteinen in die Haemolymphe bei Larven von Hypoderma bovis (De Geer) (Diptera, Hypodermatidae). - Experientia 27, 524-525.

NOGGE, G. (1978): Aposymbiotic Tsetse flies, Glossina morsitans morsitans obtained by feeding on rabbits immunized specifically with symbionts. - J. Insect Physiol. 24, 299-304.

NOGGE, G. & GIANNETTI, M. (1979a): Midgut resorption of undigested albumin and other proteins by tsetse flies (G. m. m o r s i t a n s Westwood) (D i p t e r a : G l o s s i n i d a e). - J. med. Ent. 16, im Druck.

NOGGE, G. & GIANNETTI, M. (1979b): Midgut absorption of proteins by tsetse flies G l o s s i n a m o r s i t a n s m o r s i t a n s Westwood (D i p t e r a : G l o s s i n i d a e). - Proc. Int. Symp. on the use of isotopes for research and control of vectors of animal diseases, host pathogen relationships and the environment impact of control procedures. - Wien 7.-11.5.1979.

NORDEN, D.A. & PATERSON, D.J. (1969): Carbohydrate metabolism in flight muscle of the tsetse fly G l o s s i n a and the blowfly S a r c o p h a g a. - Comp. Biochem. Physiol. 31, 819-827.

NORRIS, L.M. & RIBBONS, D.W. (1972): Methods in Microbiology Vol. 6B, 25-53, - Acad. Press, London, New York.

PETERS, W. (1976): Investigations on the peritrophic membranes of D i p t e r a. - in: HEPBURN, H.R. (ed): The Insect Integument, Elsevier Sci. Pub. Ch. 27, 515-543.

POPHAM, E.J. & ABDILLAHI, M. (1975): Some aspects of the functional morphology of the head of G l o s s i n a m o r s i t a n s o r i e n t a l i s Vanderplank (D i p t e r a, G l o s s i n i d a e). Forma et Functio, 8, 305-330.

POPHAM, E.J. & ABDILLAHI, M. (1979): Labellar microstructure in tsetse flies (G l o s s i n i d a e). - Systematic Ent. 4, 65-70.

PRATT, H.S. (1893): Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen. - Arch. f. Naturgesch. Jg. 59, 1, 151-200.

PROUTY, M.J. & COATNEY, G.R. (1934): Further studies on the biology of the pigeon fly, P s e u d o l y n c h i a m a u r a Bigot. - Parasitology 26, 249-258.

RAJAGOPAL, P.K. & BURSELL, E. (1965): The effect of temperature on the oxygen consumption of tsetse pupae. - Bull. ent. Res. 56, 219-225.

RAJAGOPAL, P.K. & BURSELL, E. (1966):The respiratory metabolism of resting tsetse flies. - J. Insect Physiol. 12, 287-297.

RICE, M.J., GALUN, R. & MARGALIT, J. (1973): Mouthpart sensilla of the tsetse fly and their function. II: Labial sensilla. - Ann. Trop. Med. Parasit. 67, 101-107.

ROUBAUD, E. (1909): La G l o s s i n a p a l p a l i s; sa biologie son rôle dans l'etiologie des trypanosomiases. - Rapport Mission d'Eudes Maladie du Sommeil au Congo 383-632 (Reprint: Paris, 280 pp).

SCHLEIN, Y. & LEWIS, C.T. (1976): Lesions in haematophagous flies after feeding on rabbits immunized with fly tissues. - Physiol. Ent. 1, 55-59.

SCHLEIN, Y., SPIRA, D.T. u. JACOBSON, R.L. (1976): The passage of serum immunoglobulins through the gut of S a r c o - p h a g a f a l c u l a t a Pand. - Ann. Trop. Med. Parasit. 70, 227-230.

SLIFER, E.H., PRESTAGE, J.J. & BEAMS, H.W. (1959): The chemo-receptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (O r t h o p t e r a : A c r i d i d a e).- J. Morph. 105, 145-191.

STEELMANN, C.D. (1976): Effects of external and internal arthropod parasites on domestic livestock production. - Ann. Rev. Ent. 21, 155-178.

SUTTON, E. & ARTHUR, D.R. (1962): Tick feeding in relation to disease transmission. - Symp. Zool. Sci. Lond. 6, 223-252.

SWEATMAN, C.K. & GREGSON, J.D. (1970): Feeding electrograms of Hyalomma aegyptium ticks at different Temperatures. - J. med. Ent. 7, 575-584.

SWINGLE, L.D. (1913): The life-history of the sheep-tick Melophagus ovinus. - Agric. Expt. Sta. Wyoming, Bull. 99, 1-24.

TAFT, ST.J. (1973): Attachment mechanisms of avian and mammalian Hippoboscides. - J. Parasit. 59, 1151-1152.

TAYLOR, P. (1977): The respiratory metabolism of tsetse flies, Glossina spp., realtion to temperatur, blood meal size and pregnancy cycle. - Physiol. Ent. 2, 317-322.

TETLEY, J.H. (1958): The sheep ked, Melophagus ovinus L.: I. Dissemination potential. - Parasit. 48, 353-363.

TOBE, S.S. & DAVEY, K.G. (1972): Volume relationships during the pregnancy cycle of the tsetse fly Glossina austeni. - Can. J. Zool. 50, 999-1010.

USHERWOOD, P.N.R. (1975): Insect Muscle. - Academic Press, 621 pp.

VAN DER VLOEDT, A. (1970): The influence of Environmental Factors upon the weight of Glossina morsitans pupae of Rhodesian origin. - 1 st. Int. Symp. on tsetse fly breeding under Laboratory conditions and its practical application, Lisbon, 251-260.

VIEHOF, W. (1977): Die Verdauung bei blutsaugenden Insekten. - Aspekte der Verdauungsenzymvorkommen, der Enzymsynthese und der Enzymaktivitäten. - Staatsexamensarb. U. Bonn, 139 pp.

WATERHOUSE, D.F. (1953): The occurrence and significance of the peritrophic membrane, with special reference to adult L e p i d o p t e r a and D i p t e r a. - Aust. J. Zool. 1, 299-318.

WEBB, J.E. (1945): On the respiratory mechanism of M e l o - p h a g u s o v i n u s L. - Proc. Zool. Soc. London, 115, 218-250.

WIGGLESWORTH, V.B. (1929): Digestion in the tsetse fly: A study of structure and function. - Parasitol. 21, 288-321.

WIGGLESWORTH, V.B. (1941): The sensory physiology of the human louse P e d i c u l u s h u m a n u s c o r p o r i s De Geer (A n o p l u r a). - Parasitol. 33, 67-109.

WIGGLESWORTH, V.B. (1972): The priciples of insect physiology. - Chapman and Hall, London, 827 pp.

YORKE, W. & BLACKLOCK, B. (1915): Food of G l o s s i n a p a l p a l i s in the Cape lighthouse Peninsula, Sierra Leone. - Ann. Trop. Med. Parasitol. 9, 363-380.

ZACHARIAS, A. (1928): Untersuchungen über die intrazellulare Symbiose bei den Pupiparen. - Z. Morph. Ökol. Tiere, 10, 676-737.

ZUMPT, F. (1939): Was wissen wir über die hygienische Bedeutung der S t o m o x y d i n a e ? - Z. Hyg. Infektionskr. 121, 679-731, (p. 704, M e l o p h a g u s o v i n u s and anthrox).

SCHRIFTENVERZEICHNIS

HAFEZ, M., HILALI, M. & FOUDA, M. (1977): Biological studies on Hippobosca equina (L.) (Diptera-Hippoboscidae) infesting domestic animals in Egypt. - Z. ang. Ent. 83, 426-441.

--- (1977): Ecological studies on Eucampsipoda hyrtlii Kolenati (Diptera-Nycteribiidae) infesting bats in Egypt. - J. the Egypt. Soc. of Parasitol. 7, 205-218.

--- (1977): Ecological and biological studies on Hippobosca equina in Egypt. - World association of the advancement of Veterinary Parasitology, 8 th international Conference 11-15 July, Sydney, Australia, Abstract.

--- (1978): Laboratory studies on the general biology of the bat fly Eucampsipoda hyrtlii Kolenati (Diptera-Nycteribiidae) in Egypt. - 4 th international congress of Parasitol., Warszawa, 19-26 August 1978, Short communication.

--- (1978): Laboratory studies on the general biology of the bat fly Eucampsipoda hyrtlii Kolenati (Diptera-Nycteribiidae) in Egypt. - J. Egypt. Soc. Parasitology 8, 259-278.

--- (1979): Ecological studies on Hippobosca equina L. (Diptera-Hippoboscidae) infesting domestic animals in Egypt. - Z. ang. Ent. 87 , 327 - 335

Ich danke Herrn Professor Dr. W. J. Kloft für seine freundliche Unterstützung und seine Anregungen bei der Entstehung meiner Dissertation sowie die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes im Institut für Angewandte Zoologie.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Priv. Doz. Dr. G. Nogge für seine ständige Diskussionsbereitschaft und seine unermüdliche Unterstützung bei der Planung und Durchführung der Experimente sowie bei der Abfassung des Manuskriptes.

Ferner danke ich allen technischen Mitarbeitern des Instituts für Angewandte Zoologie, insbesondere Frau B. van den Kerckhoff, für alle Hilfen, die sie mir bei meinen Arbeiten zuteil werden ließen.

Nicht zuletzt gilt mein Dank der Ägyptischen Studienmission, die mir durch Bereitstellung eines Stipendiums meinen Aufenthalt in Deutschland ermöglichte.

L E B E N S L A U F

Am 22. Mai 1948 wurde ich, Mohamed Fouda, in Domyat/Ägypten geboren.

Nach dem Besuch von Volksschule und Naturwissenschaftlichem Gymnasium bestand ich 1967 das Abitur.

Von 1967 - 1975 studierte ich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Kairo-Universität.

1971 erwarb ich den Grad eines B.Sc. (Bachelor of Science) in Entomologie und Chemie, und 1975 den Grad eines M.Sc. (Master of Science). Das Thema meiner Master-Arbeit lautete:

Biological and ecological studies on H i p p o b o s c a e q u i n a L. in Egypt (H i p p o b o s c i d a e, D i p t e r a).

Von 1971 - 1975 war ich als Demonstrator, und von 1975 - 1976 als Scientific Assistant in der Abteilung für Entomologie der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Kairo-Universität tätig.

Im April 1977 begann ich unter Anleitung von Herrn Priv. Doz. Dr. G. Nogge mit meiner Doktorarbeit am Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn.